This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

Die Bakterien; naturhistorische Grundlage für das ...

Johannes Schmidt, Fr. Weis, Frederik Anton Weis, Morten Pedersen Porsild

Digitized by Google

2044 106 412 091

S352b

Harvard University

FARLOW
REFERENCE LIBRARY
OF
CRYPTOGAMIC BOTANY

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

JOHS SCHMIDT UND FR. WEIS

DIE BAKTERIEN.

NATURHISTORISCHE GRUNDLAGE FÜR DAS BAKTERIOLOGISCHE STUDIUM.

MIT EINEM VORWORT

VON

PROF. DR. **E. CHR. HANSEN,**
CARLSBERG LABORATORIUM, KOPENHAGEN.

UNTER MITWIRKUNG DER VERFASSER AUS DEM DÄNISCHEN
ÜBERSETZT VON **MORTEN PORSILD.**

MIT 205 FIGUREN IM TEXT.

JENA.
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1902.

Digitized by Google

August 2 1928
Harvard University
Farlow Library

B3506

Alle Rechte vorbehalten.

Digitized by Google

VORWORT.

Die Verfasser des gegenwärtigen Buches haben mich ersucht, dasselbe zwecks einer Vorrede mit ein paar Worten zu begleiten; es würde mich freuen, wenn ich dadurch beitragen könnte, dem Werke die Verbreitung zu verschaffen, welche es thatsächlich in vollem Maasse verdient.

Es ist nicht mehr ungewöhnlich, dass ein Buch seine Entstehung mehr als einem Verfasser verdankt. Jede Wissenschaft ist heutzutage so umfangreich und verwickelt, dass es einem Verfasser unmöglich ist, alle von ihr umspannten Gebiete gleich gut beherrschen zu können. Soviel ich weiss, ist dieses Prinzip der Arbeitteilung jedoch hier zum ersten Male für die Bakteriologie befolgt. Der eine Verfasser hat diejenigen Abschnitte behandelt, welche auf die Morphologie, die Entwickelungsgeschichte und die Systematik sich beziehen, während seinem Kollegen die Physiologie zugefallen ist.

Die Bakteriologie ist, wie bekannt, eine praktische Wissenschaft; ihre wichtigsten Resultate entsprangen dem Experimentieren mit den vom praktischen Leben gestellten Aufgaben. Dieser Umstand hat denn auch naturgemäss der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Lehr- und Handbücher sein Gepräge aufgedrückt, derart dass ihr Inhalt zum guten Teile ganz besonders auf die praktische Anwendung der Forschungsergebnisse sich bezieht. Auch in dieser Hinsicht unterscheidet sich das hier vorliegende Buch von den meisten anderen dieses Wissenszweiges, indem es nämlich auf die theoretische Seite das Hauptgewicht legt. Die Verfasser haben sich die Aufgabe gestellt, dass ihr Buch eine wissenschaftliche Grundlage

Digitized by Google

für ein weitergehendes Studium der Bakteriologie bilden sollte, sei es dass letzteres theoretische, sei es dass es rein praktische Zwecke verfolgt.

Der vielumfassende Stoff ist mit Kritik und Genauigkeit behandelt, an mehreren Stellen von neuen Gesichtspunkten aus. Es wird hierdurch auch bekannten Dingen ein neues Interesse verliehen und manches in ein neues Licht gestellt. Die Darstellungsweise ist eine lebhafte und klare.

Die vor Kurzem erschienene dänische Ausgabe ist von der hiesigen Universität sowie von unseren anderen höheren naturwissenschaftlichen Lehranstalten beifällig aufgenommen worden. Auch die deutsche Ausgabe wird sicherlich in allen Kreisen, wo man für bakteriologische Forschungen Interesse hat, viele Freunde finden. Mit Vergnügen gebe ich ihr meine beste Empfehlung mit auf den Weg.

Carlsberg Laboratorium, Kopenhagen, Novbr. 1901.

Emil Chr. Hansen.

Digitized by Google

INHALTSVERZEICHNIS.

I. ALLGEMEINER TEIL.

Erstes Kapitel. Morphologie und Entwickelungsgeschichte, *von Johs Schmidt.*

Seite

§ 1. Äussere Form und Grösse der Zelle 3
§ 2. Wuchsformen (Zellverbände) 5
§ 3. Die feinere Struktur der Zelle 16
1. Die Wand 18
2. Das Protoplasma 22
3. Die Geisseln sowie die Bewegung der Bakterien 31
A. Die Geisseln 31
B. Die Bewegung der Bakterien 38
4. Die Farbstoffe 42
§ 4. Die Vermehrung (Zellteilung) 45
§ 5. Die Sporenbildung (Dauersporen und Gonidien) 49
A. Die Dauersporen 49
1. Die Sporen und der Nachweis derselben 51
2. Die Bildung der Sporen 53
3. Die Keimung der Sporen 59
4. Die Verbreitung und Bedeutung der Sporen 63
B. Die Gonidien 65
1. Unbewegliche Gonidien 66
2. Bewegliche Gonidien 69
§ 6. Makroskopische Wuchsformen, Kolonieen 71
§ 7. Morphologische Variationen, Involutionsformen, Pleomorphie . . 78
§ 8. Die verwandtschaftlichen Verhältnisse der Bakterien 89

Zweites Kapitel. Physiologie, *von Fr. Weis.*

§ 1. Die Lebensansprüche 101
1. Nährstoffe der Bakterien 101
2. Die übrige Beschaffenheit des Mediums 13

Digitized by Google

Seite

A. Der freie Sauerstoff 132
B. Die Temperatur 141
C. Andere physikalische Faktoren 146
§ 2. Die Lebensverhältnisse 147
1. Nahrungsmangel, Austrocknung 149
2. Extreme Temperaturen 151
3. Das Licht 157
4. Röntgenstrahlen 163
5. Elektrizität 164
6. Druck. Mechanische Bewegung 167
7. Antiseptika 168
8. Symbiose und Antibiose 183
§ 3. Die Lebensäusserungen 186
1. Assimilation und Dissimilation. Respiration 186
2. Bewegungen, Chemotaxis 193
3. Wärmeentwickelung 197
4. Lichtentwickelung 199
5. Stoffwechselprodukte 202
A. Farbstoffe 205
B. Enzyme und Gärungsprodukte 210
C. Toxine 238
§ 4. Physiologische Variationen 243

Drittes Kapitel. Verbreitung, Vorkommen und Bedeutung
von Fr. Weis.

§ 1. Verbreitung und Vorkommen 251
§ 2. Bedeutung im Haushalte der Natur. Fossile Bakterien 268

II. SPEZIELLER TEIL, *von Johs Schmidt.*

Erstes Kapitel. Beschreibung der wichtigsten Bakterien 273
I. Haplobacterinae 274
1. Familie *Coccaceae*, Kugelbakterien 276
Gattung *Streptococcus* 276
„ *Micrococcus* 281
„ *Planococcus* 287
„ *Sarcina* 288
„ *Planosarcina* 291
„ *Clathrococcus* 292
2. Familie *Bacteriaceae*. 293

Digitized by Google

Seite

Gattung *Bacterium* 294
„ *Bacillus* 323
„ *Pseudomonas* 351
3. Familie *Spirillaceae*, Schraubenbakterien 358
Gattung *Microspira* 359
„ *Spirillum* 365
„ *Spirochaete* 371
II. Trichobacterinae 373
1. Familie *Chlamydobacteriaceae*, Scheidenbakterien 375
Gattung *Chlamydothrix* 375
„ *Thiothrix* 376
„ *Crenothrix* 380
„ *Cladiothrix* 380
2. Familie *Beggiatoaceae* 382
Gattung *Beggiatoa* 382

Zweites Kapitel. Anhang zu den Bakterien.

Strahlenpilze (*Actinomycetes*) 386

Digitized by Google

Digitized by Google

ERSTER ABSCHNITT

ALLGEMEINER TEIL

Digitized by Google

Digitized by Google

ERSTES KAPITEL.

MORPHOLOGIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

§ 1. Äussere Form und Grösse der Zelle.

Wie alle übrigen Lebewesen sind die Bakterien aus Zellen erbaut. Diese Zellen können entweder einzeln ein selbständiges Leben führen oder auf verschiedene Weise verbunden sein. Wir unterscheiden somit ein- und mehrzellige Bakterien. In den folgenden Paragraphen wird erörtert, wie die Zellen der Bakterien zu Wuchsformen vereinigt werden; hier soll nur von dem äusseren Bau der einzelnen Zelle die Rede sein.

Sowohl in Bezug auf Volumen als auf äussere und innere Struktur stehen die Bakterienzellen auf einem sehr niedrigen Standpunkt, einem so niedrigen, dass die Bakterien gleichzeitig die kleinsten und die am niedrigsten stehenden aller bekannten Organismen sind. Beispielsweise erreicht die Zelle nur eine Ausdehnung von höchstens wenigen Mikromillimetern (μ)[1]) und ist in keinem Falle so gross, dass sie mit unbewaffnetem Auge erblickt werden kann, sondern nur durch starke Vergrösserungen unter dem Mikroskop kenntlich wird. Ferner besitzt die Bakterienzelle nur wenige und einfache Formen, welche

[1]) Durch 1 Mikromillimeter oder 1 μ bezeichnet man in der Mikrobiologie eine Längenausdehnung von 0,001 Millimeter.

Digitized by Google

Eigenschaft beim Vergleich mit anderen niedrig stehenden Organismengruppen, z. B. den bekannten Diatomeen, am besten hervortritt. Bei einem solchen Vergleiche wird man finden, dass im Bau der Bakterienzelle eine verhältnismässig grosse Einfachheit herrscht.

Wie aus folgender Übersicht hervorgehen wird, giebt es nur drei Hauptformen:

A. Die Zelle hat dieselbe Ausdehnung nach allen Richtungen des Raumes:

1. **Die Kugelform.**

B. In der Zelle ist eine Längenachse vorhanden:

a. Diese Achse liegt in einem Plan:

2. **Die Stäbchenform.**

b. Die Achse geht durch mehrere Plane:

3. **Die Schraubenform.**

Zwischen diesen Formentypen bewegen sich die Formen der Bakterienzelle, durch allmähliche Übergänge verbunden, da man hier ebenso wenig wie anderswo in der Welt der Organismen die Typen stets rein trifft. Denkt man sich z. B. eine Bakterienzelle von typischer Stäbchenform und mit abgerundeten Enden mehr und mehr verkürzt, so wird zuletzt eine Form entstehen, welche sich der Kugelform sehr nähert. Aus diesem Grunde, und ausserdem wegen der grossen Kleinheit der Zellen, kann es oft mit Schwierigkeit verbunden sein, zu entscheiden, welche der drei Formen man vor sich habe. In den Hauptzügen wird man jedoch die Form einer Bakterienzelle durch Bezeichnungen wie: Kugelform, kürzere oder längere Stäbchenform, engere oder weitere Schraubenform u. s. w. ausdrücken können.

Bei genauen Beschreibungen der Zellformen muss man ferner mitunter verschiedene feinere Eigentümlichkeiten der Struktur, wie sie uns die Vervollkommnung der modernen mikroskopischen

Digitized by Google

Technik aufgeschlossen hat, berücksichtigen. Soll man z. B. die Zellform einer Milzbrandbakterie beschreiben, wird man sich nicht mit der Feststellung einer kurzen Stäbchenform begnügen, sondern man wird zugleich angeben, dass die Enden der Stäbchen eigentümlich gestutzt oder sogar etwas gekerbt sind, zur Unterscheidung von anderen, sonst ähnlichen Arten wie z. B. dem Heubacillus, *Bacillus subtilis*, wo die Enden abgerundet sind.

Von solchen scheinbar unbedeutenden, aber doch konstanten kleineren Unterschieden zwischen im übrigen ähnlich aussehenden Arten könnte man mehrere Beispiele erwähnen, und dieser Umstand wird hier näher besprochen, weil man denselben früher öfters übersehen hat, obgleich er in manchen Fällen bei der feineren Unterscheidung der Arten, die ja besonders in der medizinischen Bakteriologie eine so grosse Rolle spielt, von Bedeutung sein wird.

Bei der Besprechung der Zellformen muss hier zum Schluss eben erwähnt werden, dass die Bakterienzellen bisweilen, unter gewissen Bedingungen, eigentümliche, von den normalen zum Teil sehr abweichende Formen annehmen können. Dieselben, die sogenannten Involutionsformen, werden doch erst an einer späteren Stelle (§ 7) näher behandelt werden, wie auch die Formänderungen, welche gewisse Bakterienzellen bei eintretender Sporenbildung (§ 5) erleiden.

§ 2. Wuchsformen (Zellverbände).

Die Vermehrung der Bakterien geschieht durch einfache Querteilung der Zelle.[1]) Die näheren Umstände bei dieser Querteilung können erst später ausführlich beschrieben werden.

Nach der Teilung lösen sich die Teilungsprodukte entweder von einander und wachsen für sich weiter, um sich nach Verlauf geraumer Zeit aufs neue zu teilen, oder sie bleiben zusammen und bilden Zellverbände verschiedener Art. Die vegetativen Formzustände, unter denen die Bakterien so auftreten, werden Wuchsformen oder Morphen genannt, und man bedient sich bei der Bezeichnung derselben

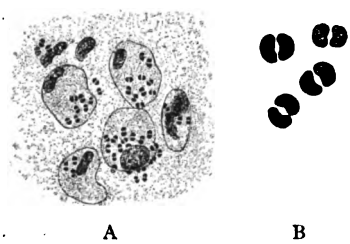
[1]) Woher die Namen „Spaltpilze" und „Schizomycetes" stammen.

Digitized by Google

einiger verschiedener Namen. Das Aussehen der Wuchsformen hängt erstens von der Form der Zellen, zweitens von der Beschaffenheit der Teilungen ab. Nach den Zellformen kann man drei Hauptgruppen von Wuchsformen unterscheiden.

A. Die Zellen sind kugelig.

Die einfachste Form ist die kugelige, Micrococcus, mit ungefähr derselben Ausdehnung nach allen Richtungen des Raumes. Wenn die Teilung eines Micrococcus stattfinden soll, entsteht in der Zelle eine median gestellte Scheidewand (welche jedoch erst nach Anwendung gewisser Reagentien sichtbar wird). Diese Wand spaltet sich hierauf, und die Teilungsprodukte runden sich gegenseitig mehr und mehr ab. Trennen sich nun die durch die Teilung entstandenen Zellen unmittelbar nach derselben von einander, so erhält man die Wuchsform *Monococcus*, welche aus lauter einzelnen Mikro-



A B

Fig. 1. *Micrococcus gonorrhoeae* (Neisser), Flügge. Wuchsform **Diplococcus**. A 1200 : 1. B schematisch, sehr stark vergrössert. (Nach Lehmann und Neumann).

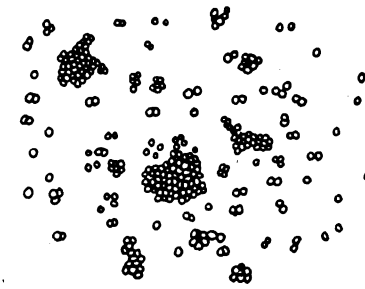


Fig. 2. *Micrococcus pyogenes aureus* (Rosenbach). Wuchsform **Staphylococcus** 1000 : 1. (Nach Migula).

kokken besteht. Indes können die Zellen auch zu zweien zusammenbleiben, indem die Trennung erst nach der je zweiten Trennung erfolgt: Wuchsform *Diplococcus*. Hier

Digitized by Google

runden sich die zusammenstossenden Querwände weniger ab, die Zellen werden mehr oder weniger abgeflacht oder sogar an den Berührungsstellen gekerbt (Fig. 1. B). Diese Wuchsform ist u. a. für *Micrococcus gonorrhoeae* typisch. Wenn kugelförmige Zellen nach wiederholten Teilungen sich in mehr oder weniger traubige Haufen lagern, pflegt man diese Wuchsform *Staphylococcus* (Fig. 2) zu nennen; sie ist u. a. für *Micrococcus pyogenes aureus* charakteristisch. Neben diesen drei genannten Wuchsformen, die von wenig konstanter Natur sind und bei derselben Art häufig variieren, treten noch die kugelförmigen Bakterien unter einigen andern, durch die bestimmtere Richtung der Zellteilungen weit besser charakterisierten Zellverbänden auf. Dieselben können folgendermassen übersichtlich dargestellt werden:

a. Die Teilungen geschehen immer nach derselben Richtung des Raumes.

Hierdurch entstehen perlschnurförmige Ketten, die bisweilen verhältnismässig grosse Längen erreichen können: Wuchsform *Streptococcus* (Fig. 3. *Streptococcus erysipelatos*).

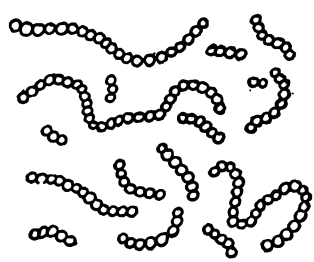


Fig. 3. *Streptococcus erysipelatos* Fehleisen. Wuchsform **Streptococcus** 1000:1. (Nach Migula).

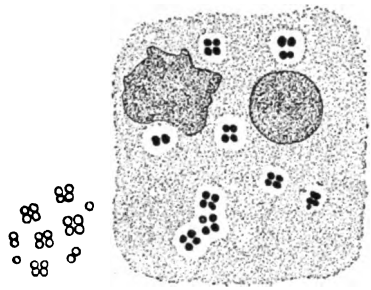
b. Die Teilungen geschehen nach zwei auf einander senkrechten Richtungen des Raumes.

Als Resultat entstehen hier Täfelchen aus 4, 16, 64, 256 u. s. w. Zellen bestehend: Wuchsform *Tetracoccus*, oder, besonders wenn die Täfelchen aus vielen Zellen bestehen, *Merismopedia* (Fig. 4, 5).

Wie es bei *Diplococcus* der Fall war, sind hier die Zellen an den Berührungsstellen abgeflacht. Wo letzteres sehr deutlich hervortritt, hat die letzte Teilung stattgefunden, so dass

Digitized by Google

man gegebenen Falls die Reihenfolge der Teilungen bestimmen kann.



a b

Fig. 4. *Sarcina tetragena* (Gaffky) Migula. Wuchsform **Tetracoccus** 1000:1. (a nach Alfr. Fischer, b nach Migula.)

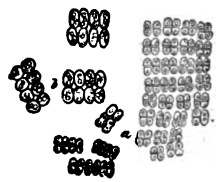


Fig. 5. *Planococcus littoralis* (Ørsted), eine rote Schwefelbakterie. Wuchsform **Merismopedia** 660:1. (Nach Warming.)

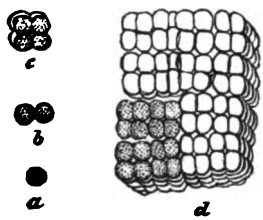


Fig. 6. *Sarcina ventriculi* Goodsir. Wuchsform **Sarcina**. (Nach Zopf.)

c. Die Teilungen geschehen nach allen drei Richtungen des Raumes.

Die hierdurch entstandene Wuchsform heisst *Sarcina* und ist sehr eigentümlich, indem sie aufgestapelten würfelförmigen Paketen ähnlich sieht, wobei die Einschnürungen den Platz der einzelnen Zellen bezeichnen. (Warenballenform, Fig. 6).

d. Die Teilungen geschehen anfangs nach allen, später nur nach zwei Richtungen des Raumes.

Diese Wuchsform, welche seltener ist, wird *Clathrocystis* genannt. Wegen der Beschaffenheit der Teilungen sind die Zellen auf der Oberfläche hohler Kugeln geordnet, deren Wände oft netzförmig durchbrochen werden. Sie findet sich bei einzelnen Schwefelbakterien (*Clathrococcus roseo-persicinus*, Fig. 7).

Es ist leicht einzusehen, dass eine Teilung nach drei Richtungen des Raumes in einer gegebenen Zeit mehr Zell-

Digitized by Google

individuen hervorbrigen kann als die Teilung nach nur zweien, die letztere giebt wieder eine grössere Anzahl, als wenn die Teilung nur in einer Richtung des Raumes erfolgt. In Hinblick hierauf hat man durch Formeln den Verlauf der Teilungen auszudrücken versucht. Ist z. B. die Anzahl der Zellen anfangs a, wird sie nach n Teilungen

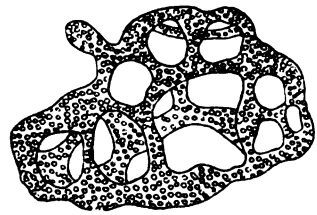


Fig. 7. *Clathrococcus roseo-persicinus* (Cohn), eine rote Schwefelbakterie.
Wuchsform **Clathrocystis.** 250:1.
(Nach Zopf.)

$$e_1 = 2^n a$$
$$e_2 = 2^{2n} a$$
$$e_3 = 2^{3n} a$$

sein, wenn die Teilungen nach bezüglich 1, 2 und 3 Richtungen des Raumes geschehen.

B. Die Zellen sind stäbchenförmig.

In der zweiten Hauptgruppe von Wuchsformen sind die Zellen cylindrische Stäbchen, welche also eine aus-

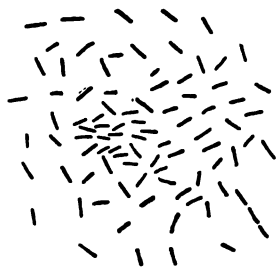


Fig. 8. *Bacterium rhusiopathiae suis* (Kitt, Löffler, Schütz)
Längere Stäbchen. 1000:1.
(Nach Migula.)

Fig. 9. *Bacterium Kützingianum* E. Chr. Hansen, eine Essigsäurebakterie.
Kürzere Stäbchen. 1000:1.
(Nach E. Chr. Hansen.)

geprägte Längenausdehnung in einer Richtung, eine Längsachse besitzen. Eine solche stabförmige Bakterie wird

Digitized by Google

Bacillus genannt. Für die kürzeren Stäbchen, deren Breite nur wenige Male von der Länge überschritten wird, gebraucht oder gebrauchte man, besonders früher, den Namen *Bacterium* (Fig. 9), während die Bezeichnung *Bacillus* in diesem Falle auf längere und schlankere Stäbchen beschränkt wird (Fig. 8). Sind die stabförmigen Zellen so kurz und plump, dass sie nur schwierig von den Mikrokokken unterschieden werden, nennt man sie bisweilen *Coccobacterium.* Diese Form findet sich z. B. bei der bekannten Wunderbakterie *Bacillus prodigiosus* (Fig. 10).

Fig. 10. *Bacillus prodigiosus* (Ehrenberg), Hostienblut. **Sehr kurze Stäbchen** (Coccobacterium) 800:1. (Nach Lehmann und Neumann.)

Wachstum und Teilung der Stäbchenbakterien geschehen folgendermassen: Wenn sich ein Stäbchen zur Teilung anschickt, wird es in seine Längenrichtung vergrössert, bis es

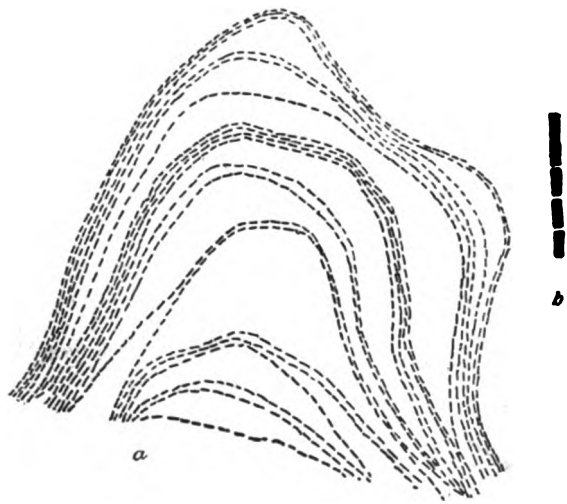


Fig. 11. *Bacterium Anthracis* (Davaine, Koch et Cohn), Milzbrand. Wuchsform **Streptobacillus.** a 100:1 b 1000:1. (Nach Migula.)

ungefähr seine doppelte Länge erreicht hat; hierauf entsteht eine mediane Scheidewand, welche entweder gespalten wird

Digitized by Google

oder unversehrt bleiben kann, wie es bei *Micrococcus* erwähnt wurde. Hierdurch entstehen Wuchsformen, welche in entsprechender Weise wie die der kugeligen Bakterien benannt werden: *Diplobacillus* (*-bacterium*), *Streptobacillus* (*-bacterium*). Diese Namen wurden jedoch nur verhältnismässig selten in der Litteratur gebraucht.

Wenn die Scheidewände einfach und ungespalten bleiben, müssen die neugebildeten Zellen auch dauernd zusammenhängen, und es entstehen alsdann lange fadenförmige Zellverbände: Wuchsform *Leptothrix* (Fig. 12). Solche lange und dünne Zellfäden zeigen in der Regel ihre Zellgliederung nicht, nur wenn der Inhalt z. B. durch schlechte Ernäh-

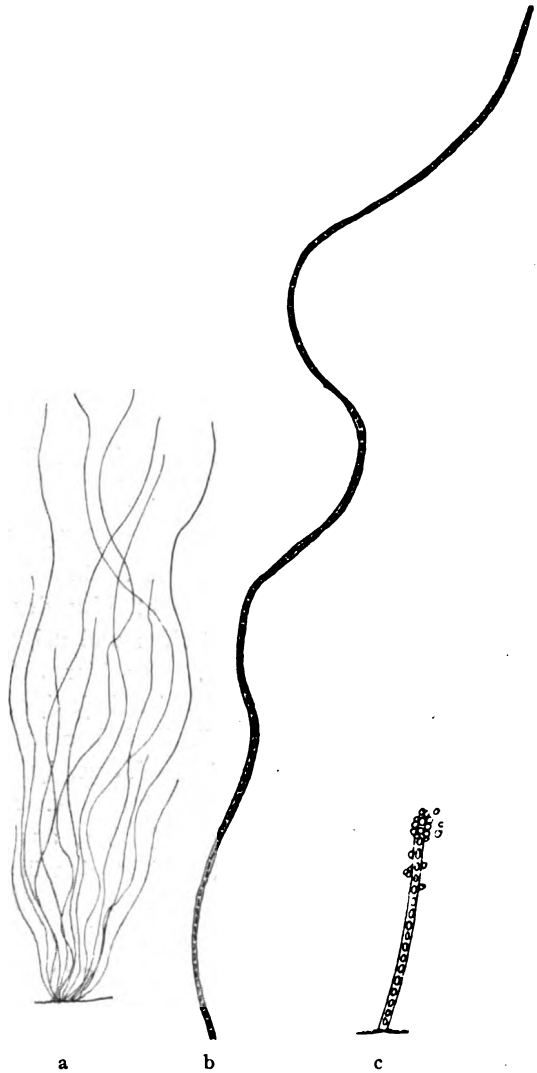


Fig. 12. *Chlamydothrix hyalina* Migula. b ein Faden, welcher nach Behandlung mit Jod Zellgliederung zeigt. a. 200:1. b. c. 1000:1. (Nach Migula).

Digitized by Google

rung stark gebleicht, oder wenn man Reagentien hinzugesetzt hat, tritt die wirkliche, gegliederte Struktur deutlich hervor.

Für sämtliche erwähnte Wuchsformen dieser sowie der folgenden Gruppe gilt es, dass die Zellteilungen nur nach einer Richtung des Raumes geschehen, nämlich senkrecht zur Längsachse des Stäbchens.[1]) Hierdurch werden mit *Merismopedia* und *Sarcina* der Kugelbakterien analoge Wuchsformen ausgeschlossen.

Fig. 13. *Cladothrix dichotoma* Cohn. Teil eines verzweigten Fadens. 600:1. (Nach Alfr. Fischer).

Dass die Bildung von eigentümlichen Vermehrungszellen bei vereinzelten fadenförmigen Bakterien durch aufeinanderfolgende Zellteilungen nach allen Richtungen des Raumes stattfindet, wird später (p. 66 bis 69) besprochen werden.

Unter den Wuchsformen dieser Gruppe nimmt *Cladothrix* (Fig. 13) den höchsten Standpunkt ein; mit derselben bezeichnet man nämlich fadenförmige, verzweigte Zellverbände. Innerhalb einer Gallertscheide besteht hier der Faden aus stabförmigen Zellen und zeigt undeutliche Zellgliederung. Der hier auftretende Verzweigungsmodus ist derjenige, welchen man in der Botanik die falsch gabelige (pseudodichotomische) Verzweigung nennt. Dieselbe kommt folgendermassen zustande: eine der stabförmigen Zellen, aus denen die Fäden bestehen, schiebt den über sie befindlichen Teil zur Seite und setzt sein Wachstum und seine Teilung in einer neuen Richtung

[1]) In der Litteratur findet man zwar vereinzelte Ausnahmen von dieser Regel erwähnt z. B. *Bacillus merismopedioides* Zopf, wo die Teilungen Längsteilungen der Zelle sind. Dergleichen Beobachtungen sind jedoch teils ganz isoliert, teils von zweifelhafter Natur und nicht sicher bestätigt.

Digitized by Google

fort, während die obere Zelle des verschobenen Stückes in der ursprünglichen Richtung des Fadens weiterwächst.

In den Fäden entstehen solche Verzweigungen mit gewissen Zwischenräumen, und sie verleihen denselben das eigentümliche, recht regelmässig zweizeilig verzweigte Aussehen, welches die Figur darstellt.

Da wie erwähnt, die Zellteilungen in dieser Gruppe stets senkrecht zur Längsachse des Stäbchens geschehen, gilt hier für den Teilungsmodus die Formel:

$$e = 2^n a,$$

wo die Buchstaben dieselbe Bedeutung wie früher haben.

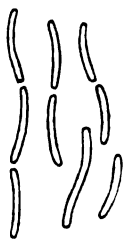


Fig. 14. *Vibrio Rugula* (O. Fr. Müller). Schwach gekrümmte Stäbchen. ca. 1000:1. (Nach Prazmowski).

Wenn die stabförmigen Zellen nicht gerade sind, sondern eine mehr oder weniger ausgesprochene Krümmung durch eine Ebene zeigen, entsteht eine Wuchsform *Vibrio* (Fig. 14), welche leicht in die folgende Hauptgruppe hinüberleitet.

C. Die Zellen sind schraubenförmig.

Denkt man sich, dass die Krümmung des *Vibrio* aus der Ebene heraustritt, so entsteht ein Teil einer Schraube oder

Fig. 15. *Spirillum serpens* (O. Fr. Müller). 660:1. (Nach Warming).

Fig. 16. *Spirillum tenue* (Ehrenberg). 660:1 (Nach Warming).

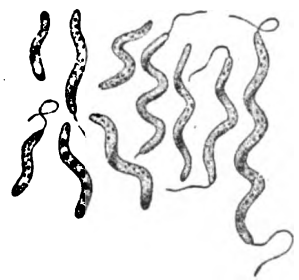


Fig. 17. *Spirillum volutans* (Ehrenberg). 660:1. (Nach Warming).

Digitized by Google

die Wuchsform, welche *Spirillum* genannt wird (Fig. 15—21). Der Unterschied zwischen *Vibrio* und *Spirillum* beruht also

Fig. 18. *Spirillum undula* (O. Fr. Müller) Ehrenberg 660:1. (Nach Warming).

Fig. 19. *Spirillum Rosenbergii* Warming, eine Schwefelbakterie 660:1. (Nach Warming).

darauf, ob die Krümmung der Zellen durch eine oder mehrere Ebenen geht, er kann aber, wenn das *Spirillum* nur einen

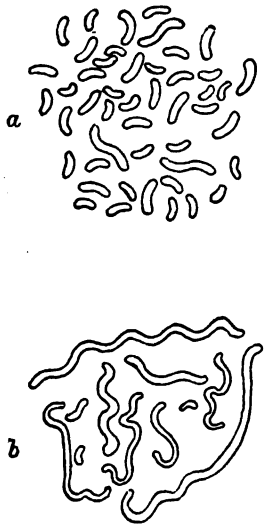


Fig. 20. *Microspira Comma* (R. Koch), asiatische Cholera. a. einzelne Zellen und kurze Zellverbände, b. längere schraubige Zellverbände nebst Involutionsformen. 1000:1. (Nach Migula).

Fig. 21. A. *Spirochaete plicatilis* Ehrenberg; B. *Spirochaete Obermeieri* Cohn 1000:1. (Nach Migula).

Digitized by Google

geringen Teil eines Schraubenumganges ausmacht, so gering sein, dass die Unterscheidung nur theoretische Bedeutung erhält und praktisch unthunlich wird.

Durch Zellteilungen, die hier senkrecht zur Längsachse stattfinden, kann die Anzahl der Schraubenwindungen vermehrt werden, wodurch zuletzt lange, sehr regelmässig gewundene Schrauben entstehen. Neben den grösseren oder kleineren Regelmässigkeiten der Windungen und der Durchmesser der Zellen verhalten sich die Spirillumformen verschieden in Bezug auf die Enge oder Höhe der Windungen. Zur Bezeichnung von sehr dünnen schraubenförmigen Bakterien mit niedrigen und engen Schraubenumgängen hat man den Namen *Spirochaete* (Fig. 21) eingeführt.

Mehrere hier beschriebene Wuchsformen besitzen nur geringe Konstanz und lassen sich daher zum Teil recht bedeutend durch äussere Verhältnisse beeinflussen (hierüber näheres im § 7). Ihre Bedeutung für die Auffassung wirklicher verwandtschaftlicher Verhältnisse innerhalb der Bakterien wird daher ziemlich ungleichartig und ist überhaupt nicht besonders gross. Aus diesem Grunde müssen die Merkmale, welche die wirkliche Verwandtschaft ausdrücken sollen, zugleich aus anderen Verhältnissen als den Wuchsformen gesucht werden, so namentlich aus der Entwickelungsgeschichte, dem Verhalten der Geisseln und Sporen, und es muss schon hier ausdrücklich betont werden, dass diejenigen Namen, welche bisher zur Bezeichnung der Wuchsformen (*Bacterium*, *Bacillus*, *Spirillum* etc.) gebraucht wurden, nicht mit den Begriffen zusammenfallen, denen man dieselben Namen in dem jenigen „System" der Bakterien beigelegt hat, das man, auf möglichst wertvollen Merkmalen gegründet, aufzustellen versucht hat.

Es mag schon an diesem Ort erwähnt werden, dass sich zu sämtlichen hier besprochenen Wuchsformen ähnliche Parallelformen unter einer anderen Gruppe von niedrig stehenden

Digitized by Google

Organismen finden, nämlich unter den blaugrünen Algen oder *Cyanophyceen.* Die näheren Verhältnisse hierbei werden später ausführlicher besprochen und erläutert, in dem Abschnitt über die Verwandtschaft der Bakterien mit anderen Organismen (§ 8).

§ 3. Die feinere Struktur der Zelle.

Um den feineren Bau der Bakterienzelle zu ermitteln, bedient man sich neben der unmittelbaren mikroskopischen Beobachtung der lebenden Bakterien technischer Hülfsmittel und Methoden verschiedener Art, so ganz besonders der Färbungen mit gewissen Farbstofflösungen, welche in die Zellen aufgenommen und aufgespeichert werden. Zahlreiche Eigentümlichkeiten der Struktur treten erst nach Färbungen hervor, welche daher in der bakteriologischen Technik eine grosse Rolle spielen.

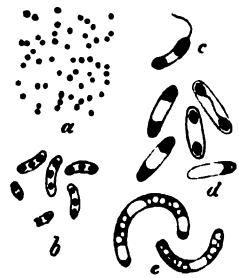


Fig. 22. **Plasmolysierte Bakterien.** a, b, c *Microspira Comma* (R. Koch), asiatische Cholera; d *Bacillus typhi* Gaffky, Typhus; e *Spirillum undula* (O. Fr. Müller) Ehrenberg.
In a scheinen die Zellen zu glänzenden Körnchen zu zerfallen, in b ist die wirkliche Sachlage illustriert; c und d zeigen Polkornähnliche Bildungen. e ist plasmolysiert durch Eintrocknen in fauligem Wasser (Präparationsplasmolyse). In allen Figuren ist das Protoplasma schwarz. a 300:1; b—e 1500:1. (Nach Alfr. Fischer.)

Vor der Färbung werden die Bakterien im allgemeinen erst getötet und fixiert (gehärtet). Letzteres geschieht entweder dadurch, dass die Flüssigkeit, in welcher sie sich befinden, auf einem Deckgläschen eintrocknet, dass hierauf durch eine Bunsensche Gasflamme geführt wird, oder die Härtung wird durch Fixierungsflüssigkeiten verschiedener Art (Alkohol, Jodalkohol, Osmiumsäure u. s. w.) erzielt. Nach der Fixierung der Zellen lässt man Farbstofflösungen (Anilinfarben, Hämatoxylin u. s. w.) kürzere oder längere Zeit einwirken je nach dem erwünschten Grade der Färbung, spült die über-

Digitized by Google

schüssige Farbe ab, und das Präparat ist nun für die mikroskopische Untersuchung bereit.

Ausser durch Färbungen hat man in neuester Zeit wichtige Aufschlüsse über den feineren Bau der Bakterien durch Plasmolyse der Zellen erreicht. Unter Plasmolyse versteht man kurz ausgedrückt den Prozess, wodurch der Zellinhalt, das Protoplasma, sich von der Zellwand abhebt und gegen das Innere der Zelle zusammenzieht. Dieser Zustand tritt ein, wenn die Zellen in Lösungen gewisser wassersaugender Salze (z. B. Kochsalz und Salpeter) von einer höheren Konzentration als die des Zellinhalts angebracht werden. Es mag bemerkt werden, dass die Bakterienzellen schon durch Salzlösungen plasmolysiert werden, welche nur eine halb so grosse Konzentration besitzen, wie sie für die Hervorrufung von Plasmolysen in den Zellen höherer Pflanzen notwendig sind [1]) (Alfr. Fischer).

Endlich untersucht man die chemische Zusammensetzung der Bakterien sowohl durch mikrochemische Reaktionen, um das Vorkommen gewisser einzelner Stoffe (z. B. Cellulose und Stärke) nachzuweisen, als durch die üblichen quantitativen chemischen Bestimmungen, welche auf grosse Bakterienmengen ausgeführt werden.

Es lassen sich in den Zellen der Bakterien folgende Hauptelemente unterscheiden:

1. Die Wand (Membran) bisweilen mit einer sogenannten Kapsel versehen.
2. Das Protoplasma mit seinen Vakuolen und Körnchen, die letzteren von verschiedener Natur.
3. Die Geisseln.

(4. Farbstoffe verschiedener Art.)

Die beiden letzterwähnten Elemente sind nicht bei allen Bakterien zugegen; ein in der Zelle enthaltener und für diese bedeutungsvoller Farbstoff findet sich sogar nur bei wenigen.

---

[1]) Der sogenannte osmotische Druck in den Zellen der Bakterien ist somit nur halb so gross wie in denen der höheren Pflanzen.

Digitized by Google

1. Die Wand.

Die Wand der Bakterienzelle ist ein dünnes, farbloses Häutchen, das, soweit man sehen konnte, keine feinere Struktur aufweist.[1]) In ihren physikalischen Verhältnissen weicht sie von der Zellwand der höheren Pflanzen nicht wesentlich ab. Sie ist jedoch nicht ganz so durchlässig (permeabel) für gelöste Stoffe wie diese und gleicht daher in dieser Beziehung dem, was man in der höheren Pflanzenzelle die Hautschicht des Protoplasmas nennt. In seltenen Fällen lässt sich die Wand durch direkte Beobachtung nachweisen, indem man mehr oder weniger deutlich eine doppelt konturierte Umgrenzung der Zellen erblickt. Wenn die Bakterien plasmolysiert werden, z. B. in einprozentiger Kochsalzlösung, so tritt sie mit grösster Deutlichkeit hervor, indem sich der Inhalt zurückzieht und einen plasma-

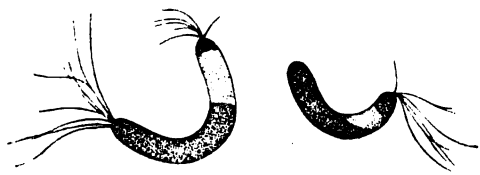


Fig. 23. *Spirillum undula* (O. Fr. Müller) Ehrenberg.
Zwei Individuen, durch Eintrocknen plasmolysiert (Präparationsplasmolyse.) Wo sich das Protoplasma zurückgezogen hat, sieht man die Zellwand deutlich. Ca. 1500:1. (Nach Alfr. Fischer.)

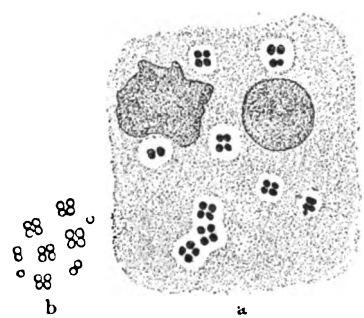


Fig. 24. *Sarcina tetragena* (Gaffky) Migula.
a von einer Reinkultur, ohne Kapsel, b in Gewebssaft mit deutlicher Kapsel. 1000:1. (a nach Alfr. Fischer, b nach Migula.)

[1]) Eine vereinzelte Ausnahme (*Chromatium Okenii* nach Bütschli) wurde beschrieben; vgl. auch die Sporenwand bei gewissen Bakterien p. 52.

Digitized by Google

leeren Raum zwischen sich und der Wand zurücklässt (Fig. 22, 23).

Während die Begrenzung der Wand gegen den Zellinhalt stets deutlich ist, wird man in der Regel finden, dass die äussere Kontur weniger scharf oder sogar ganz verwischt ist. Dies kommt daher, dass die Wand und besonders ihre äussere Partie zur Wasseraufnahme sehr geneigt ist, wobei sie zu einer gallertartigen Masse aufquillt, welche bisweilen bedeutende Dimensionen erreichen kann. Werden nun dergleiche Bakterien gefärbt, so wird der Zellinhalt eine reichliche Menge des Farbstoffs aufnehmen, während der gequollene, schwach lichtbrechende Wandteil nur schwach gefärbt wird. Bei der Betrachtung der Bakterien zeigen sich dieselben alsdann von einer bleichen Hülle umgeben, welche man ihre Kapsel[1]) nennt, und diejenigen Bakterien, deren äussere Wandschicht zu starker Quellung besonders geneigt ist, werden Kapselbakterien genannt. Als typische Beispiele solcher Bakterien können *Sarcina tetragena*, *Bacterium (Diplococcus) pneumoniae*, *Streptococcus (Leuconostoc) mesenterioïdes* u. s. w. genannt werden, aber verschiedene andere z. B. die Milzbrandbakterie, *Bacterium Anthracis*, vermögen deutliche Kapseln zu bilden.

Was man bei gefärbten Bakterien Kapsel nennt, ist übrigens nicht immer diese selbst. Dies gilt besonders von denjenigen pathogenen Bakterien, welche man im Gewebssaft, in dem sie gelebt haben, direkt färbt. Wie erwähnt, lässt man gewöhnlich vor der Färbung die Bakterien auf einem Deckgläschen eintrocknen. Die umgebende Flüssigkeit, hier also der Gewebssaft, trocknet

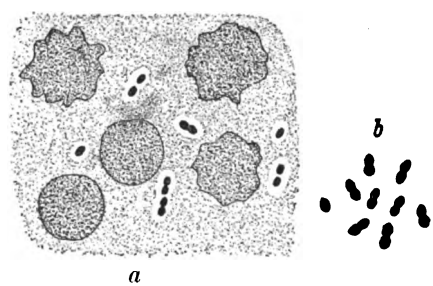


Fig. 25. *Bacterium pneumoniae* (Fränkel, Weichselbaum (*Diplococcus Pneumoniae*). a Sputumpräparat, Kapsel deutlich; b Zellen von einer Reinkultur, Kapsel fehlend. 1000:1. (Nach Migula.)

[1]) Durch besondere Methoden (eine vorzügliche wurde u. a. von Johne angegeben) kann man eine schöne Färbung der Kapsel erreichen.

Digitized by Google

schnell bis an die äusserste Grenze der Kapsel ein, schneller als die Kapsel selbst, die wegen ihrer gallertartigen Beschaffenheit nur langsam das Wasser abgiebt. Allmählich verdunstet jedoch das Wasser, und die Kapsel zieht sich langsam um den Zellleib zusammen. Hierdurch entsteht ein leerer und daher später ungefärbter Raum zwischen dem schnell getrockneten Gewebssaft und dem Zellinhalt, welche beide Farbstoff aufnehmen. Dieser Raum erscheint so als eine ungefärbte Kapsel, obgleich sie in Wirklichkeit nur den Platz derselben bei der lebenden Bakterie bezeichnet. (Migula.)

Die Entwickelung und Mächtigkeit der Kapsel ist in hohem Grade von äusseren Verhältnissen abhängig, so be-

Fig. 26. *Streptococcus mesenterioïdes* (Cienkowski, Van Tieghem), Leuconostoc, Froschlaichpilz. a auf zuckerfreiem, b und c auf zuckerhaltigem Substrat kultiviert, nur auf dem letzten kommt die Kapsel zur Entwickelung. 1200:1. (Nach Liesenberg und Zopf.)

Fig. 27. *Cladothrix dichotoma* Cohn. Vier Fadenzellen mit der umgebenden Gallertscheide. (Nach Arth. Meyer.)

sonders von dem Nährboden, in dem die Bakterien wachsen. Dies ist z. B. bei dem erwähnten *Streptococcus mesenterioïdes* sehr deutlich. Wenn man denselben in Zuckerlösungen kultiviert, erreicht die Kapsel eine Dicke, die den Diameter der Zelle bis um das 20fache überschreitet, während sie in zuckerfreiem Substrat kaum wahrnehmbar wird. Ähnliches gilt in Bezug auf mehrere pathogene Bakterien, welche in den Körpern ihrer Wirte typische Kapseln bilden, auf künstlichem Nährboden dagegen auch nicht die geringste Spur einer Kapselbildung zeigen.

Digitized by Google

Über die Bedeutung der Kapsel für die betreffenden Arten weiss man nichts. Man hat in derselben ein Schutzorgan der Bakterien gegen ungünstige Kulturbedingungen gesehen. Diese Auffassung scheint aber wenig haltbar oder wenigstens nicht allgemeingültig zu sein.

Man findet auch bei Bakterien Kapselbildungen von anderer Beschaffenheit als die erwähnten, nämlich bei den sogenannten Scheidenbakterien (*Chlamydobacteriaceae* Fig. 27). Sie entsprechen vollständig denjenigen, die sich bei zahlreichen niederen Algen finden, und es handelt sich hier nicht um eine weiche Schleimhülle um die Zellen, sondern um eine feste und dichte Gallertscheide, die verhältnismässig wasserarm ist. Sie umgiebt die fadenförmigen Bakterien wie eine cylindrische Röhre, die nach dem Tode und dem Zerfallen der eingeschlossenen Zelle sich längere Zeit unverändert halten kann. (Über die Eisenoxyd-Ausscheidung in die Gallerthüllen, möglicherweise als eine Folge der Lebensthätigkeit der Zellen, siehe später im physiologischen Teil.)

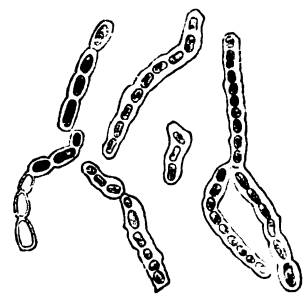


Fig. 28. ***Bacterium Pasteurianum*** E. Chr. Hansen, eine Essigsäurebakterie.
Von einer alten Vegetation auf Bier. Die gebeizten und gefärbten Zellen sind von ihren Schleimkapseln umgeben; aus einigen derselben sind die Zellen herausgefallen. 1000:1. (Nach E. Chr. Hansen.)

Die Wand der Bakterienzelle besteht in der Regel ganz vorwiegend aus eiweisshaltigen Stoffen. Dies wurde sowohl qualitativ (mikrochemisch)[1]), als durch quantitative Bestimmungen nachgewiesen. An vereinzelten Fällen können jedoch die Eiweissstoffe sogar teilweise oder ganz von Kohlenhydraten von nicht näher bekannter Beschaffenheit ersetzt werden. Als reine Ausnahmen hat man gefunden, dass

[1]) Durch Millons Reagens.

Digitized by Google

die Zellwände gewisser Bakterien Cellulosereaktion geben (z. B. *Sarcina ventriculi* und eine Essigsäurebakterie *Bacterium xylinum*); bei der ersteren ist dies jedoch zum Teil von den Bedingungen abhängig, unter denen die Bakterie gelebt hat (Migula). Die Schleimkapsel einer anderen Essigsäurebakterie, *Bacterium Pasteurianum* wird durch Jod blaugefärbt, was auf den Inhalt eines stärkeartigen Stoffes deutet (E. Chr. Hansen).

Allein, wie gesagt, es ist eine Hauptregel, dass die Zellwände der Bakterien aus eiweisshaltigen Stoffen bestehen, die als mit den Bestandteilen des Protoplasmas verwandt angesehen werden. Ausserdem weiss man, dass die chemische Zusammensetzung der sogenannten Kapsel häufig von dem übrigen Teil der Wand abweicht. Man hat unter anderem aus diesem Grunde die Kapsel mit der Membran der höheren Pflanzen verglichen und den eigentlichen eiweisshaltigen Wandteil als „eine kondensierte Protoplasmaschicht" angesehen, wie man die Sache auszudrücken pflegt. Diese Fragen sind aber von mehr hypothetischer und schwebender Natur, als dass sie hier erörtert werden können.

2. Das Protoplasma.

Innerhalb der Zellwand findet sich das Protoplasma. Dasselbe stellt eine weiche und schleimige, eiweisshaltige Masse dar, deren feinere Struktur hier wie bei anderen Organismen unbekannt ist. In ganz jungen, von ausgekeimten Sporen entstandenen Zellen, füllt das Protoplasma den ganzen Zellraum als eine gleichmässige Masse aus, bald aber entsteht ein centraler, mit Flüssigkeit angefüllter Hohlraum. Ein solcher Hohlraum wird eine Vakuole genannt; wenn die Bakterie wächst, so vergrössert sich die Vakuole und wenn sich die Zelle teilen soll, so wird die Vakuole gleichzeitig geteilt.

In älteren Zellen bleibt oft nur wenig Plasma zurück, indem die centrale Vakuole fast den ganzen Zellraum ausfüllt.

Digitized by Google

Das übrige Protoplasma liegt dann der Zellwand als ein dünner Wandbeleg angepresst. In anderen Fällen (besonders bei

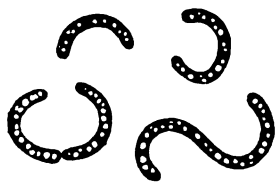


Fig. 29. *Spirillum undula* (O. Fr. Müller) Ehrenberg. Die Zellen sind durch Osmiumsäure fixiert und darauf gefärbt, wodurch die Struktur hervortritt. Das Protoplasma ist dunkel, die Vakuolen weiss. 1500:1. (Nach Alfr. Fischer.)

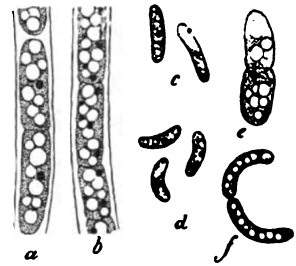


Fig. 30. a, b *Cladothrix dichotoma* Cohn, c *Bacillus typhi* Gaffky Typhus, d *Microspira Comma* (R. Koch) Cholera, e *Bacterium Anthracis* (Davaine, R. Koch, Cohn) Milzbrand. Die Zellen sind durch Jodalkohol fixiert und darauf gefärbt, wodurch die Struktur des Inhalts hervortritt. Das Protoplasma ist punktiert, die Vakuolen weiss und die „roten Körner" schwarz. 2250:1. (Nach Alfr. Fischer.)

grossen Spirillen und anderen grossen Bakterien) nimmt die Vakuole nicht das ganze Innere der Zelle ein, sondern wird durch Plasmascheidewände, die von der einen Wandschicht zur andern die Zelle überbrücken, in mehrere kleinere Hohlräume geteilt. Der Zellinhalt erhält hierdurch einen gekämmerten Bau, wo die Kammerwände aus Protoplasma bestehen, während die Kammern selbst Hohlräume sind, gefüllt mit einer Flüssigkeit, die Zellsaft genannt wird.

Der hier beschriebene Bau ist nur selten direkt an lebenden Zellen ersichtlich, er tritt aber bei besonderen Färbverfahren nach vorhergehender Fixierung, z. B. in Jodalkohol, hervor. Durch solche Färbungen zeigt sich zugleich, dass sich im Protoplasma Körnchen verschiedener Anzahl befinden, indem dieselben stärker als das Protoplasma selbst gefärbt werden (Fig. 30). Sie sind in jungen Zellen nicht vorhanden,

Digitized by Google

sondern werden erst allmählich gebildet. Bisweilen, jedoch nur seltener, sind sie ohne erst gefärbt zu sein, sichtbar. In einem genau untersuchten Falle (*Bacillus asterosporus*) war ihre Anzahl in jeder Zelle 1—6, in der Regel jedoch nur 1—2. Sie waren hier nicht gleich gross, sondern je grösser, um so weniger an Zahl, und bei einigen Bakterien (z. B. *Bacillus pituitans*) scheint es nie zu einer Körnchenbildung zu kommen (Migula). Das Protoplasma solcher Bakterien ist also, so weit wir sehen können, stets vollends gleichmässig. Wegen der grossen Fähigkeit der Körnchen, Farbstoffe zu speichern, hat man sie Chromatinkörnchen, oder nach ihrer intensiven Rotfärbung durch gewisse Farbstoffe, „rote Körner" genannt. Diese Namen sind jedoch missdeutig und sollten nicht verwendet werden.

Über die chemischen Bestandteile der Körnchen weiss man nichts; gewöhnlich meint man, dass sie in ihrer Zusammensetzung dem Chromatin der höheren pflanzlichen Zellen nahe stehen und hat sie deswegen mit den Zellkernen derselben verglichen. Die Richtigkeit dieser Anschauung ist jedoch nicht bewiesen, und einige Verfasser betrachten sie im Gegenteil nur als Stoffe, die als Reservestoffe aufgespeichert werden [1]) (Alfr. Fischer).

Ausser den erwähnten finden sich bei einigen Bakterien Körnchen von einer anderen und hier sicher erkannten Beschaffenheit, nämlich bei den zahlreichen verschiedenartigen Bakterien, die aus physiologischen Gründen, die erst später erörtert werden können, unter dem Namen Schwefelbakterien zusammengefasst werden. Bei diesen treten im Protoplasma eigentümliche scharf konturierte und stark lichtbrechende Körnchen auf, die aus Schwefel bestehen (Cohn). Dieser Schwefel ist in den lebenden Zellen in einer eigentüm-

[1]) Diese Annahme wird durch die Beobachtung gestützt, dass sie nicht durch Teilung aus anderen Körnchen entstehen, sondern aus dem Protoplasma, vermutlich durch Wachstum von schon vorhandenen, unsichtbaren Körnchen, gebildet werden (Migula). Übrigens wird die Richtigkeit dieser Ansicht von anderen Verfassern bestritten (Arth. Meyer).

Digitized by Google

lichen ölartigen Modifikation vorhanden, und die Gegenwart desselben steht mit der Lebensthätigkeit der Bakterien in

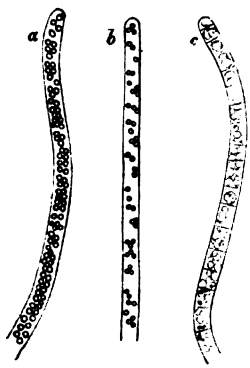


Fig. 31. *Beggiatoa alba* (Vaucher) Trevisan eine farblose Schwefelbakterie.
In a und z. T. in b enthalten die Zellen Schwefelkörnchen; in c sind dieselben verschwunden und die Gliederung des Fadens in Zellen tritt deutlich hervor. 900:1.
(Nach Winogradsky.)

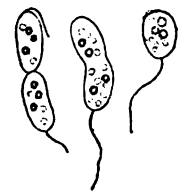


Fig. 32. *Pseudomonas Okenii* (Cohn) *Monas Okenii*, *Chromatium Okenii*) eine Purpurschwefelbakterie.
Zellen mit Schwefelkörnchen. Das Individuum links hat sich eben geteilt. 660:1.
(Nach Warming.)

Fig. 33. *Spirillum Rosenbergii* Warming eine Schwefelbakterie.
Zellen mit Schwefelkörnchen.
660:1. (Nach Warming.)

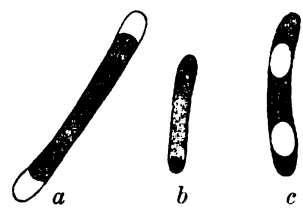


Fig. 34. *Bacillus typhi* Gaffky Typhus.
Zellen mit sporenähnlichen Bildungen; in a und c sind die vermuteten Sporen Hohlräume im Protoplasma, in b terminale, stark gefärbte Plasmaklümpchen (Polkörner). Sehr stark vergrössert. (Nach Buchner.)

inniger Verbindung. Wenn man die Bakterien tötet und hernach in destilliertem Wasser anbringt, so krystallisiert der Schwefel als gewöhnliche rhombische Täfelchen langsam aus

Digitized by Google

(Winogradsky), und ausserdem haben chemische Analysen die Schwefelnatur der Körnchen vollends erwiesen (Fig. 31—33).

Endlich seien noch kurz einige Bildungen plasmatischer Natur erwähnt, die sich bei mehreren Bakterien finden (z. B. bei *Typhus* und *Cholera*) nämlich die sogenannten „Polkörner". Sie treten nach Färbungen hervor, und ihr Sichtbarwerden wird dadurch bedingt, dass einzelne Teile des Zellinhalts, namentlich die Enden, im Gegensatz zu den zwischenliegenden Partieen stark gefärbt werden. In den meisten Fällen beruht dies auf reichliche Vakuolenbildung in älteren Zellen; hierdurch muss natürlich das Plasma bedeutend reduziert werden, bei einigen sogar oft zu einem Klümpchen in jedem Ende der Zelle. Da nun später diese übrig gebliebenen Protoplasmaklumpen sich allein gut färben lassen, wird man leicht verstehen, wie die Polkörner zu stande kommen.

In anderen Fällen sind die Polkörner als plasmolytische Phänomene anzusehen, indem man bei der üblichen Präparation mit Eintrocknung der Bakterien auf Deckgläseren (Deckglaspräparate) leicht Plasmolyse in den Zellen hervorruft. Während derselben zieht sich das Plasma zu mehreren oder wenigeren Klümpchen mit verschiedener Lage zusammen (Präparationsplasmolyse), und wenn diese eben hernach mehr als der übrige Teil des Zellinhaltes gefärbt werden, kommen die Polkörner zu stande (Alfr. Fischer) (siehe Fig. 22).

Der Platz der Polkörner ist in der Regel an den Zellenden, was ja auch der Name andeutet. Dies rührt daher, dass die Vakuolenbildung ja gewöhnlich von der Mitte der Zelle ausgeht. Übrigens können die Polkörner auch anderswo gelagert sein, und der Name ist insofern unglücklich gewählt.

In ihrem Auftreten scheinen die Polkörner von äusseren Umständen abhängig zu sein, so von der Ernährung. Dies ist auch erklärlich, da die Zellen unter ungünstigen Ernährungs-

Digitized by Google

bedingungen bedeutend abmagern, wodurch eine reichliche Vakuolenbildung bewirkt wird.

Eine solche Erklärung scheint aber doch nicht allgemeingültig zu sein, da Polkörnerbildungen bei einigen Bakterien mit recht grosser Regelmässigkeit und Konstanz auftreten.

Öfters hat man die Natur der Polkörner missverstanden und sie als Bildungen anderer und verschiedener Art angesehen, z. B. als Sporen oder Zellkerne. Mehrere Angaben über Funde von Kernen in den Bakterienzellen sind so auf

Fig. 35. *Bacterium tuberculosis* (R. Koch Tuberkulose.) Zellen mit eiförmigen, lichtbrechenden (sporenähnlichen) Vakuolen. (Nach Straus.)

Fig. 36. *Bacterium diphtheriae* (Löffler) Diphtherie. Zellen von einer Oberflächenkultur auf Serum nach Salomonsens Methode durch wässerige Fuchsinlösung gefärbt. In einigen der Zellen treten die Gürtelbildung deutlich hervor. (Nach Johs. Fibiger.)

Polkörnchenbildungen zurückzuführen, ebenso vermeintliche Beobachtungen von Sporen bei gewissen wichtigen pathogenen Bakterien (z. B. *Typhus* und *Tuberkulose*). Jedenfalls ist in betreff des Typhusbacillus die Unrichtigkeit der erwähnten Beobachtung sicher erkannt und das Phänomen auf seine richtige Ursache zurückgeführt worden (Buchner).

Es mögen noch in diesem Zusammenhange die sogenannten Gürtelbildungen bei der Diphtheriebakterie erwähnt werden, die diese Art so charakteristisch und verhältnismässig leicht kenntlich macht. Die Ursache ihres Entstehens ist

Digitized by Google

nicht mit Sicherheit bekannt, wahrscheinlich dürfte sie jedoch auf ähnliche Weise wie die Polkörner erklärt werden (Fig. 36).

Wir haben jetzt den Hauptinhalt des mit Sicherheit über den inneren Bau der Bakterienzelle Bekannten erörtert. Es ist nur verhältnismässig wenig; trotzdem hat man aber aus den wenigen vorhandenen Thatsachen eine grosse Anzahl von Deutungen der Beschaffenheit des Zellinhaltes konstruiert.

Hier können wir nur kurz diejenigen besprechen, die die grösste Bedeutung erhalten haben, und zwar lassen sich dieselben unter drei Hauptansichten zusammenfassen.

1. Die Deutung Bütschlis ist folgende. Die ganze Bakterienzelle ist als ein von einer Wand umgebenen Zellkern anzusehen; denselben nennt er hier den Centralkörper. Protoplasma findet sich überhaupt nur bei grösseren Bakterien (siehe Fig. 37), wo es in der Regel auf kleine Reste an den Polen der Zelle beschränkt ist. Bei den kleinen Bakterien fehlt es ganz und der ganze Zellinhalt wird vom Centralkörper ausgemacht, der als eine Art primitiver Zellkern anzusehen ist. Sowohl Centralkörper als Protoplasma besitzen Wabenstruktur.

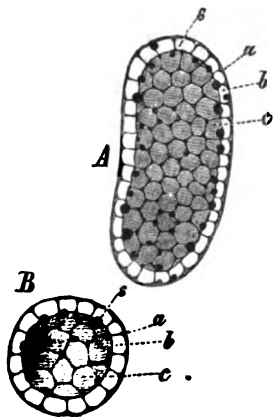


Fig. 37. *Pseudomonas Okenii* (Cohn) (*Monas Ok.*, *Chromatium Ok.*) eine Purpurschwefelbakterie.
Schematischer Längs- (A) und Querschnitt (B) von Zellen, die mit Hämatoxylin gefärbt wurden. Sie zeigen die Bütschlische Auffassung des Baues der Bakterienzelle: c der „Centralkörper" (schraffiert), b das wandständige Plasma (weiss), beide mit Wabenstruktur; s die „roten Körner" (schwarz) und a die Zellwand. 2000—2500:1. (Nach Bütschli.)

Man wird verstehen, dass diese Auffassung von einer gewissen prinzipiellen Bedeutung ist, wenn sie ausspricht, dass der Körper der Bakterien und somit der niedrigst stehenden Lebewesen so gut wie ausschliesslich aus Kernsubstanz besteht. Ist das richtig, so deutet es ja stark darauf hin, dass der Zellkern das Primäre, und das Protoplasma etwas Sekundäres, später im Entwickelungsgange der Organismen Hinzugekommenes sei. Dies liesse sich aber doch nicht mit dem vereinigen, was man bei anderen der niedrigststehenden Lebewesen gefunden hatte, und die

Digitized by Google

Bütschlische Auffassung erhielt daher auch sofort Gegner, die zugleich auf dem Wege des Experiments ihre Unrichtigkeit nachzuweisen suchten. Sie ist wesentlich auf dasjenige Verhältnis begründet, dass sich die Bakterienzelle mit den sogenannten Kernfarbstoffen färben lässt, Farblösungen, die zu Kernfärbungen verwendet werden, weil sie in besonders hohem Grade in die Zellkerne aufgenommen und in denselben aufgespeichert werden, während das Plasma sich nur verhältnismässig schwach tingiert. Es ist also in dieser Beziehung eine gewisse Ähnlichkeit zwischen dem Zellinhalt der Bakterien und den Zellkernen der höheren Lebewesen. Nach Versuchen, die von Alfr. Fischer angestellt wurden, genügt indess eine solche Ähnlichkeit keineswegs, um die Richtigkeit der Bütschlischen Auffassung zu begründen. Fischer hat nämlich durch seine Versuche, die hier nicht näher beschrieben werden sollen,[1]) es als höchst unwahrscheinlich nachgewiesen, dass man von der Identität zwischen den Bakterienzellen und den Zellkernen der höheren Pflanzen in Bezug auf Färbungsverhältnisse auch auf Identität in anderen Beziehungen schliessen kann. Wenn dies aber richtig ist, so fällt hiermit die wichtigste Stütze für die Richtigkeit der Bütschlischen Deutung, gegen welche auch verschiedene andere Umstände stark sprechen, u. a. der, dass der Bütschlische „Centralkörper" gegen die übrigen Protoplasmareste, die nach seiner Angabe in vereinzelten Fällen vorkommen, nie scharf abgegrenzt wird. Ausserdem ist es ja faktisch, dass der Zellinhalt Vakuolen einschliesst und sich kräftig plasmolysieren lässt, dergleichen Verhältnisse sind aber bei keinem wirklichen Zellkern bekannt.

2. Eine andere Auffassung, die in neuerer Zeit häufig ausgesprochen wurde (Zukal, Arth. Meyer u. m. a.) geht darauf hinaus, dass die Bakterien zwar Kerne enthalten, dass aber dieselben den Zellraum bei weitem nicht ausfüllen, sondern im Gegenteil sehr klein sind und in reichlichem Plasma liegen. Es wird nämlich hier den früher erwähnten „roten Körnern" oder Chromatinkörnchen der Charakter von Zellkernen zugeschrieben, während der übrige Teil des Zellinhaltes als Protoplasma aufgefasst wird. Wie früher gesagt, färben sich die Körnchen stärker als die umgebende Masse, und wenn nur ganz wenige in jeder Zelle vorhanden sind, kann man Präparate erhalten, die täuschend das Bild einer Zelle mit seinem Protoplasma und seinem oder seinen Kernen wiedergeben (siehe Fig. 30). Da aber Färbungen, wie

[1]) Siehe hierüber Alfr. Fischer: Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Jena 1897.

Digitized by Google

gesagt, die Kernnatur solcher Bildungen nicht mit Sicherheit entscheiden können, so müssen auch andere der für Zellkerne besondere Eigenschaften bei den „roten Körnern" vorhanden sein, bevor diese mit Recht mit Zellkernen identifiziert werden können. Das ist aber gar nicht der Fall. Ihre Zahl ist z. B. wechselnd, bald gross, bald nur klein, ja bei einigen lassen sie sich gar nicht nachweisen. Sie stehen in keiner Relation zur Zellteilung und teilen sich selbst nicht (Migula). Hiergegen wendet Arth. Meyer mit einem gewissen Recht ein, dass es, wo es sich um so kleine Bildungen wie die Bakterienkörnchen handelt, kaum möglich sein würde, eine indirekte Teilung wie bei den Zellkernen zu beobachten, selbst wenn eine solche stattfände. In jungen aus Sporen eben ausgekeimten Zellen finden sich die Körnchen überhaupt nicht, sondern sie entstehen, wie früher erwähnt, erst nach und nach und sind in etwas älteren Zellen am reichlichsten vorhanden (Migula, Alfr. Fischer). Das alles deutet darauf hin, dass die „roten Körner" kaum als Zellkerne, jedenfalls keineswegs als Kerne in demselben Sinne wie bei höheren Organismen, aufgefasst werden können.

3. Endlich bleibt die von Alfr. Fischer vertretene Ansicht über die Zellen der Bakterien zu erwähnen übrig. Sie besitzt vor den übrigen den unzweifelhaften Vorzug, dass sie sich an das bestimmt Nachgewiesene hält, ohne Hypothesen zu Hülfe zu nehmen. Fischers Auffassung ist kürzlich diese: Der Inhalt der Bakterienzelle ist in eine wandständige Protoplasmaschicht und eine Centralvakuole differenziert, letztere kann bisweilen, wenn die Zelle länglich gestreckt ist, durch Protoplasmastränge in kleinere Räume abgeteilt sein. Ein Zellkern lässt sich mit dem jetzigen Verfahren nicht nachweisen. Diejenigen Körnchen der Zellen, die stärker als der übrige Inhalt gefärbt werden, sind kaum weder Zellkerne, noch Chromosomen; die Wahrscheinlichkeit spricht aber dafür, dass sie aus Stoffen bestehen, die in den Zellen als Ersatznahrung aufgespeichert wurden.

Diese Darstellung ist sicher die nüchternste, übrigens können diese Fragen noch lange nicht als entschieden betrachtet werden. — Endlich wäre es angemessen, die Aufmerksamkeit darauf hinzulenken, dass diejenigen Körnchen, die bei starken Vergrösserungen und Färbungen in den Zellen der Bakterien sichtbar werden, möglicherweise von sehr verschiedener Natur sowohl innerhalb der einzelnen Zelle als bei den verschiedenen Arten sein können.

Die chemische Beschaffenheit des Zellinhalts ist durch mehrere hierüber angestellten quantitativen Analysen

Digitized by Google

bekannt geworden. Dieselben haben gezeigt, dass ausser einer reichlichen Wassermenge besonders Eiweissstoffe den Hauptbestandteil des Zellinhaltes der Bakterien ausmachen. Eine Analyse von Reinkulturen des *Hostienblutes (Bacillus prodigiosus)*, von Kappes ausgeführt, zeigt folgendes:

Ätherextraktivstoffe (Fett etc.)	4,8 %
Eiweiss	71,2 —
Aschenbestandteile	13,5 —
Nicht bestimmte Stoffe	10,5 —

Die Eiweissstoffe, welche im Bakterienprotoplasma enthalten sind, scheinen mit dem gewöhnlichen Eiweiss oder Proteïn nicht ganz identisch zu sein, sondern in mehreren Verhältnissen abzuweichen, so ist z. B. der Stickstoffprozent nur 14,75. Aus diesem Grunde hat man ihnen den Namen Mykoproteïn gegeben (Nencki und Schaffer).

Bei gewissen anaëroben[1]) Bakterien u. a. den gewöhnlichen *Buttersäurebakterien* (*Bacillus amylobacter*) tritt kurz vor der Sporenbildung ein Stoff auf, der mit Jod stark blau gefärbt wird (Van Tieghem). Dies deutet auf das Vorhandensein eines stärkeartigen Kohlenhydrats im Protoplasma.

Viele Bakterien besitzen einen grossen Fettgehalt (z. B. *Bact. tuberculosis*), und bei einigen (z. B. *Bac. tumescens* u. a.) wurden Fetttropfen im Protoplasma nachgewiesen (Arth. Meyer).

Die chemische Zusammensetzung des Zellsaftes ist unbekannt, wie auch die der „roten Körner". Es wurde früher erwähnt, dass die Körnchen bei den Schwefelbakterien aus Schwefel bestehen.

3. Die Geisseln sowie die Bewegung der Bakterien.

A. Die Geisseln.

Die Geisseln oder Cilien sind die besonderen Bewegungsorgane der Bakterien. Sie sind so gut wie nie in

[1]) Weiteres hierüber siehe später im physiologischen Teil. § 1.

Digitized by Google

ungefärbtem Zustande sichtbar, aber nicht einmal die sonst angewandten Färbungen lassen sie hervortreten. Hierzu gehören vorhergehende Beizungen der Zellen mit gewissen Stoffen (Tannin-Eisenlösung), welche die Eigenschaft besitzen, auch die Geisseln für Farbstoffe empfänglich zu machen. Die Anwendung von Beizen bei der Geisselfärbung wird Löffler (1889) verdankt, und es ist daher erst in den letzten Jahren möglich geworden, die Geisseln der Bakterien etwas näher kennen zu lernen. Noch gehören die Geisselfärbungen zu den schwierigen Teilen der bakteriologischen Technik, und dies wird besonders der grossen Empfindlichkeit der Geisseln gegen äussere Einwirkungen unter dem recht umständlichen Färbungsprozess (siehe S. 40—41) zuzuschreiben sein. Nur in seltenen Fällen lassen sich die Geisseln auf einfachere Weise färben. So hat man bisweilen durch Anwendung von ganz schwachen, wässerigen Farblösungen (z. B. von Fuchsin) den doppelten Vorteil erlangen können, dass die Geisseln gefärbt werden und die lebenden Bakterien gleichzeitig ihre Bewegungen in gefärbtem Zustande fortsetzen (Salomonsen).

Wenn die Geisseln gefärbt sind, zeigen sie sich als

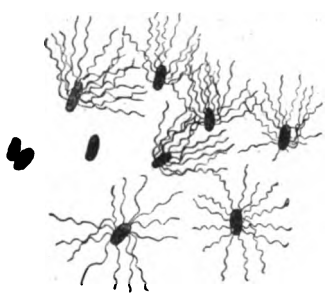


Fig. 38. *Bacillus typhi* Gaffky. Typhus.
Peritriche Bakterie. Die Geisseln sind über den ganzen Bakterienkörper verteilt (diffuse Geisseln). 1000 : 1.
(Nach Migula.)

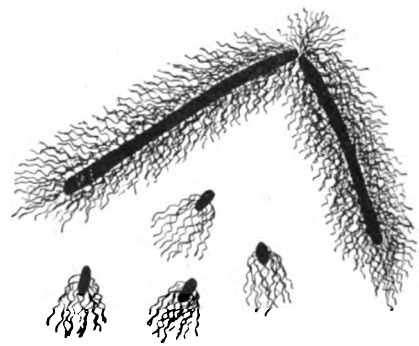


Fig. 39. *Bacillus vulgaris* (Hauser) Proteus.
Peritriche Bakterie mit besonders vielen Geisseln. 1000 : 1.
(Nach Migula.)

Digitized by Google

lange, feine überall gleich dünne Fäden, die von der Peripherie der Zellen ausgehen. Nach der Weise, wie sie dem Bakterienkörper anhaften, unterscheidet man zwei Geisseltypen, polare und diffuse. Die ersteren entspringen einem einzelnen Punkte der Wand, während die letzteren ohne Ordnung über die ganze Oberfläche der Zelle verbreitet sind.

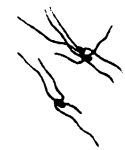


Fig. 40. *Bacillus prodigiosus* (Ehrenberg) Hostienblut. **Peritriche** Bakterie mit sehr wenigen (diffusen) Geisseln. 1000 : 1. (Nach Lehmann und Neumann.)

Um kurz die Geisselverhältnisse einer Bakterie bezeichnen zu können, hat man folgende Namen eingeführt. Unbegeisselte oder nackte Bakterien werden gymnotriche genannt, während Formen mit diffusen Geisseln peritriche heissen. Unter denjenigen Bakterien, die polare Geisseln besitzen, muss man zwischen monotrichen und lophotrichen Arten unterscheiden. Die ersteren besitzen nur eine Geissel, die letzteren einen terminalen Geisselbüschel.

Mitunter wendet man auch den Namen amphitriche an und bezeichnet hierdurch Bakterien mit polaren Geisseln

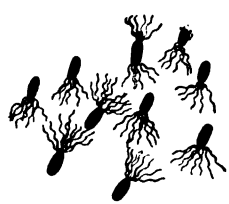


Fig. 41. *Pseudomonas syncyanea* (Ehrenberg) „Blaue Milch". **Lophotriche** Stäbchenbakterie. Ein vereinzeltes, in Teilung begriffenes Individuum, hat Geisseln an beiden Polen (amphitrich). 1000 : 1. (Nach Migula.)

Fig. 42. *Microspira comma* (R. Koch) Asiatische Cholera. **Monotriche** Schraubenbakterie. 1000 : 1. (Nach Migula.)

Digitized by Google

an beiden Enden der Zelle. In der Regel sind jedoch „amphitriche" Bakterien nur gewöhnliche mono- oder lophotriche zu einem Zeitpunkt kurz vor der Teilung der Zellen. Diese bilden dann nämlich auch Geisseln an ihrem andern Ende, sobald aber die Teilung sich vollzogen hat, sind die Geisseln wie gewöhnlich auf den einen Pol beschränkt, und der Name amphitrich ist insofern überflüssig.

Polare Geisseln sind so gut wie immer endständig. Nur bei den schwärmenden Vermehrungszellen gewisser Fadenbakterien (*Cladothrix dichotoma*) ist der Geisselbüschel seitenständig und entspringt der Längsseite der Zelle, kurz unterhalb der Spitze (laterale Geisseln).

Die beschriebene Anordnung der Geisseln scheint durchgehends für jede einzelne Art konstant zu sein. So werden

Fig. 43. *Pseudomonas pyocyanea* (Gessard) „Blauer Eiter". **Monotriche** Stäbchenbakterie. 1000:1. (Nach Migula.)

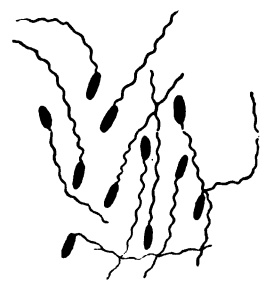


Fig. 44. *Pseudomonas macroselmis* Migula. **Monotriche** Bakterie mit sehr langen welligen Geisseln. 1000:1. (Nach Migula.)

dieselben Bakterien kaum mit sowohl diffusen als mit nur polaren Geisseln auftreten. Dagegen besitzen die sogenannten monotrichen Bakterien mitunter mehr als eine Geissel, stets aber doch nur ganz wenige (höchstens 2—3) im Gegensatz zu den lophotrichen, wo die Anzahl in der Regel gross ist. Bei peritrichen Bakterien ist die Anzahl der Geisseln gross, aber sehr wechselnd; besonders viele Geisseln besitzt z. B. *Bacillus vulgaris* (*Proteus vulgaris*).

Digitized by Google

Die Geisseln selbst sind immer sehr dünn (höchstens 0,05 μ). Ihre Länge ist verschieden aber doch einigermassen konstant und bei jeder Art gleichartig. Übrigens scheinen ältere Zellen längere Geisseln als ganz junge [1]) zu besitzen. Bei einigen Bakterien sind die Geisseln nur eben so lang oder gar kürzer als die Zelle selbst, während sie bei andern vielmal länger sind (z. B. *Pseudomonas macroselmis*, *Ps.* (*Nitrosomonas javanensis*).

Fig. 45. *Cladothrix dichotoma* Cohn.
Oberes Ende eines verzweigten Fadens, der Schwärmzellen (Gonidien) bildet. Diese haben **laterale** Geisseln. 1000:1.
(Nach Alfr. Fischer.)

Man kennt Bakterien von sowohl Kugel- als Stäbchen- und Schraubenform, die Geisseln tragen. Bei den Kugelbakterien sind sie jedoch verhältnismässig selten, während eine sehr grosse Anzahl der Stäbchenbakterien und so gut wie alle Schraubenbakterien Geisseln besitzen.

Die Geisseln sind nur selten gerade, sondern verschiedentlich gebogen oder gekrümmt. In dieser Beziehung kann man mit Migula zwei

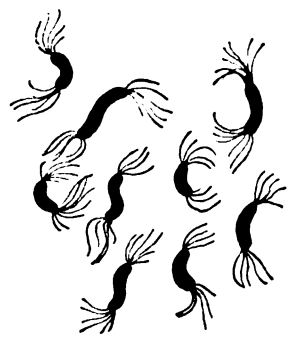


Fig. 46. *Spirillum rubrum* Esmarch.
Lophotriche Schraubenbakterie mit bogigen Geisseln. 1000:1. (Nach Migula.)

Fig. 47. *Pseudomonas javanensis* (Winogradsky) eine Salpeterbakterie.
Monotriche Bakterie mit sehr langen welligen Geisseln. 1000:1. (Nach Winogradsky.)

[1]) Dies zeigt das Unrichtige der früheren Ansicht (Zopf), dass die Geisseln plötzlich entstehen, indem sie in ihrer ganzen Länge hervorbrechen.

Digitized by Google

Hauptformen unterscheiden, die bogenförmigen und die wellenförmigen. Die ersteren, die bei lophotrichen Schraubenbakterien auftreten, sind nur schwach gekrümmt (Bogenteile eines Kreises mit grossem Radius), während die letzteren oft durch ihre ganze Länge dicht wellig sind. Diese beiden Typen finden sich recht konstant bei den verschiedenen Arten wieder und stehen wohl auch in Verbindung mit dem Bewegungsmodus der betreffenden Bakterien.

Die Geisseln scheinen stets einfach (unverzweigt) zu sein und haben durch ihre ganze Länge dieselbe geringe Dicke. Zuweilen können Präparate von lophotrichen Bakterien den Anschein gewähren, als ob nur eine verzweigte Geissel vorhanden sei; dies kommt aber daher, dass die Geisseln an ihrer Basis an einander kleben und erst gegen die Enden getrennt werden. Auf ähnliche Weise sind auch die sogenannten Geisselzöpfe zu erklären, die bei gewissen Bakterien, welche nach dem Geisselfärbungsverfahren gefärbt sind, sichtbar werden (besonders deutlich bei den grossen *Wasserspirillen* Fig. 48 und bei der Bakterie des Rauschbrandes, *Bacillus Chauveaui.* Sie kommen dadurch zu stande, dass eine grosse Menge von Geisseln, die teils von dem betreffenden Individuum selbst, teils von andern stammen, von denen sie bei der Präparation losgerissen wurden, sich dicht um einander schlingen und zu Strähnen zusammenkleben, die so nach und nach eine verhältnismässig bedeutende Dicke erreichen können.

Fig. 48. *Spirillum undula* (O. Fr. Müller). Individuum mit Geisselzöpfen. Am einen Ende kleben die Geisseln vollständig zusammen, am anderen sind die äussersten Spitzen frei. 1000:1. (Nach Migula.)

Es ist sehr strittig gewesen, welches Verhältnis die Geisseln sowohl zu der Bewegung der Bakterien als zu dem übrigen Teil ihrer Zellen einnehmen. So viel ist indes sicher, dass sie für die Bewegung eine direkte Bedeutung besitzen und also nicht solche passive Anhangs-

Digitized by Google

gebilde sind, die nur als Steuerorgane bei der Bewegung dienen sollten.

Besonders in Bezug auf die Auffassung der Natur der Geissel haben sich strittige Ansichten geltend gemacht, und das wirkliche Verhalten kann noch nicht als endgültig entschieden angesehen werden. Man hat sie als passive Anhangsgebilde betrachtet, ausschliesslich aus der Substanz gebildet, aus der die Zellwände sowohl der Bakterien als der höheren Pflanzen bestehend angenommen wurden, nämlich Cellulose.

Sie konnten dann höchstens als Steuerorgane für die Bewegung der Zellen dienen, ohne an derselben aktiv teilzunehmen. Die Richtigkeit dieser Annahme könnte wohl begründet erscheinen, so lange man glaubte, dass die Zellwände der Bakterien wie die der höheren Pflanzen aus Cellulose beständen.

Andere dagegen betrachteten die Geisseln als mit den sogenannten Pseudopodien homolog, die sich bei verschiedenen einzelligen Organismen finden. Die Pseudopodien sind nur diejenigen Fortsätze rein plasmatischer Natur, die der Zellinhalt abwechselnd hervorzutreiben und zurückzuziehen vermag, wodurch eine langsame Bewegung zu Stande kommt.

Allein keine dieser beiden diametralen Auffassungen der Geisselnatur hat sich stichhaltig erwiesen. Die Wahrheit liegt vermutlich in der Mitte, was aus plasmolytischen Untersuchungen von beweglichen Bakterien hervorgeht (Alfr. Fischer). Wenn man nämlich solche Bakterien unter der Bewegung plasmolysiert, so ziehen sich die Geisseln nicht ein. Das zeigt unzweifelhaft, dass sie nicht Pseudopodien sind, denn in diesem Falle müssten sie dem übrigen Teile des Protoplasmas folgen, wenn sich dasselbe gegen das Innere der Zelle kontrahiert. Im Gegenteil behalten sie selbst in stark plasmolysierten Zellen fortwährend ihre Form und ihren Platz bei. Dieselbe Beobachtung zeigt zugleich, dass die Geisseln nicht rein passive Anhangsgebilde der Zellen sind, deren Bewegung alsdann durch die aktive Thätigkeit des Plasmas selbst geschehen müsste (aktive Zusammenziehungen und Ausdehnungen). Das geht daraus hervor, dass die Bewegungen der Bakterien fortfahren, nachdem sich das Protoplasma unter der Einwirkung der Salzlösung von der Zellwand zurückgezogen hat. Ferner weiss man, dass stets unbewegliche Bakterien immer unbegeisselt sind, während man bei den beweglichen, jedenfalls an irgend einem Zeitpunkt ihres Lebens die Geisseln nachweisen kann. Die erwähnten Verhältnisse scheinen es unzweifelhaft zu machen, dass die Geisseln für die Bewegung eine direkte Be-

Digitized by Google

deutung haben, wogegen ihr Verhalten zu den übrigen Teilen der Zelle noch nicht ganz aufgeklärt ist. Doch scheint man der Wirklichkeit am nächsten zu kommen, wenn man sie als Gebilde ansieht, die von der Wand (oder eventuell von der Kapsel) ausgehen, aber recht selbständiger Natur sind. Ausserdem muss man ja daran erinnern, dass die Zellwände der Bakterien, im Gegensatz zu denen der höheren Pflanzen, gewöhnlich wie das Protoplasma aus Eiweissstoffen bestehen. Ob aber die Bewegung der Geisseln direkt vom Plasma (möglicherweise durch Löcher in der Zellwand) oder von der eiweisshaltigen Wandsubstanz geregelt wird, kann nicht entschieden werden.

B. Die Bewegung der Bakterien.

Die näheren Umstände der Art und Weise, wie die Geisseln die Bewegung der Bakterien bewirken, wurden nur in ganz vereinzelten Fällen bei grossen Formen beobachtet. Doch scheint allgemein gültig zu sein, dass die Bewegungen Schwimmbewegungen sind, welche dadurch zu stande kommen, dass die Geisseln gewisse Schwingungen ausführen, die auf den Bakterienkörper verpflanzt werden und so bewirken, dass dieser fortgetrieben wird. Ob die Schwingungen schraubenförmige, wellenförmige oder einfache pendelnde Bewegungen sind, kann in der Regel nicht entschieden werden, wahrscheinlich herrschen hier aber Verschiedenheiten vor, je nach dem näheren Bau der Geisseln (nach der Krümmung, Länge, Steifheit u. s. w.). Dagegen ist das Resultat dieser Geisselschwingungen, nämlich die Bewegung, die sie den Bakterienzellen verleihen, teilweise bekannt.

Betrachtet man unter dem Mikroskop z. B. einen Tropfen Sumpfwasser, in dem sich ja verschiedenartige Bakterien in grösster Menge befinden, so wird man sehen, dass sie alle, selbst die unbegeisselten (gymnotrichen), Bewegungen ausführen. Die Bewegungsweise ist aber sehr verschieden. Die gymnotrichen Bakterien bewegen sich fortwährend tanzend oder zitternd und zwar auf der Stelle. Diese, sogenannte Brownsche Molekularbewegung, hat aber mit den

Digitized by Google

Lebensäusserungen der Bakterien nichts zu thun; sie wird im Gegenteil ebenso gut von leblosen, im Wassertropfen aufgeschlemmten Partikeln ausgeführt, und man wird bald lernen dieselben von den wirklichen aktiven Bewegungen zu unterscheiden, da dieselben immer eine Verschiebung der betreffenden Bakterien in eine bestimmte Richtung über das Gesichtsfeld verursachen.

Auch die aktiven oder vitalen Bewegungen sind verschiedenartig. Während einige Bakterien pfeilschnell durch das Gesichtsfeld dahinschiessen, darauf mit einem Ruck anhalten, um einen Augenblick später mit derselben Schnelle zurückzuschiessen, giebt es andere, deren Bewegungen im Gegenteil ganz träg und langsam sind. So wackeln einige zitternd vorwärts, und die verschiedensten Kurven mögen beschrieben werden, was teilweise in Verbindung mit der Form der Bakterien steht. Die Geschwindigkeit der Bewegung wurde in einem einzelnen Falle auf $^1/_9$ berechnet, das heisst, die Zelle bewegte sich in einer Sekunde $^1/_9$ mm vorwärts (Alfr. Fischer). In Anbetracht der geringen Grösse der Bakterien ist diese Geschwindigkeit eine recht bedeutende.

Mit der fortschreitenden Bewegung ist eine Rotation um die Längsachse verbunden. Dieselbe ist an grossen, Körnchen enthaltenden Bakterien (z. B. an den beweglichen grossen Schwefelbakterien) leicht wahrnehmbar. Richtet man nämlich die Aufmerksamkeit auf ein einzelnes Körnchen, so wird man sehen können, wie es infolge der rotierenden Bewegung der Zelle einen Kreisbogen beschreibt. Die geraden stabförmigen Bakterien vermögen mit derselben Leichtigkeit sich wechselweise nach beiden Seiten zu drehen. Dagegen ist die Rotation der schraubenförmigen Bakterien auf eine Seite beschränkt und dieselbe wird von der Richtung der Windungen bestimmt. Wenn solche Bakterien daher, nachdem sie sich eine Weile vorwärts bewegt haben, anhalten, um dieselbe Bahn rückwärts zu beschreiben, so sind sie nicht wie die nichtgewundenen im stande, sich fortwährend nach derselben absoluten Seite zu drehen (Warming).

Digitized by Google

Noch eine dritte Art von Bewegungen kann von den Geisseln verursacht werden, nämlich die sogenannten Pendelbewegungen. Sie bestehen darin, dass die Zellpole mit dem Mittelpunkt der Zelle als Centrum unter der fortschreitenden Bewegung Schraubenlinien beschreiben. (Wenn die Zelle steil läge, würden die Pole Kreuzbögen beschreiben.) Daher fällt die Längenachse der Zellen nicht mit der Richtung der beschriebenen Bahn zusammen, nur ihr Centrum bewegt sich in derselben, während die beiden Zellhälften Kegelflächen beschreiben.

Aus dem Gesagten geht also hervor, dass die von den Geisseln verursachten Schwimmbewegungen das Resultat dreier verschieden kombinierten Bewegungen sein können, nämlich fortschreitende Bewegungen, Rotationen um die Längenachsen und Pendelbewegungen.

Wie schon früher bemerkt, sind die Geisseln (und mit diesen die Bewegungsfähigkeit) gegen äussere Einwirkungen sehr empfindlich. Wird z. B. die Konzentration der Flüssigkeit, in der sich die Bakterien befinden, plötzlich geändert, so wirkt dies in hohem Grade auf die Geisseln ein; dieselben rollen sich zu ringförmigen Gebilden zusammen (Fig. 49) oder werden ganz abgeworfen,[1]) wodurch die Bewegung natürlich aufhört. Letzteres kann auch dadurch geschehen, dass die Geisseln aus verschiedenen Ursachen starr werden (Alfr. Fischer). Plasmolysiert man z. B. bewegliche Bakterien durch eine Salzlösung, die stärker als notwendig ist, um eine Plasmolyse hervorzurufen, so stockt die Bewegung, weil die Geisseln erstarren, wahrscheinlich infolge Wasserverlust, da die Bewegung wieder anfängt, wenn die Lösung verdünnt wird (Trockenstarre). Geisselstarre und mit derselben Aufhören der Bewegung kann auch

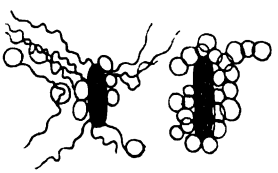


Fig. 49. *Bacillus subtilis* (Ehrenberg) Cohn. Heubacillus. Durch Eintrocknen vor der Färbung rollten sich die Geisseln ringförmig ein, in a teilweise, in b vollständig 2250:1. (Nach Alfr. Fischer.)

[1]) Daher kann man in Geisselfärbungspräparaten oft zerstreut unter den Zellen abgeworfene Geisseln finden.

Digitized by Google

durch Sauerstoffmangel oder durch unzureichende Nährlösung verursacht werden (Hungerstarre) sowie durch die Gegenwart gewisser schädlicher Stoffe (Giftstarre).[1])

Von den bisher erwähnten, durch die Gegenwart von Geisseln bedingten Bewegungen sind die eigentümlichen oscillierenden Bewegungen gewisser fadenförmigen und unbegeisselten Bakterien der Gattung *Beggiatoa* ganz verschieden. Sie gleichen völlig den Bewegungen der blaugrünen Parallelformen der Gattung *Oscillatoria*, und ihre eigentliche Natur ist der Hauptsache nach vollständig unaufgeklärt. Wie bei *Oscillatoria* besteht die Bewegung darin, dass die Fäden langsam über die Unterlage hingleiten, wobei sie gleichzeitig unter Achsendrehung eigentümliche

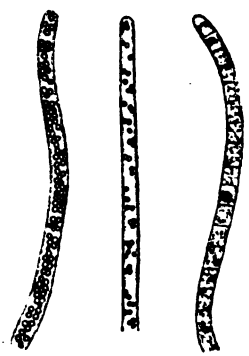


Fig. 50. *Beggiatoa alba* (Vaucher) Trevisan 900:1. (Nach Winogradsky.)

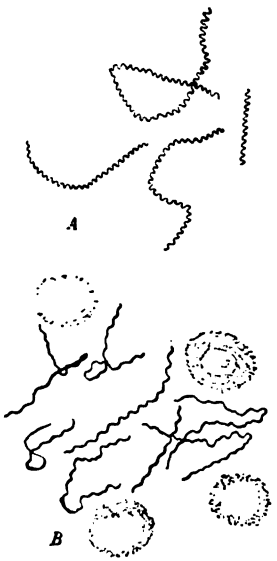


Fig. 51. A *Spirochaete plicatilis* Ehrenberg.
B *Spirochaete Obermeieri* Cohn 1000:1. (Nach Migula.)

[1]) Über die Abhängigkeit der Bewegungen von äusseren Faktoren siehe übrigens II. Kap. (Physiologie), § 3, 2.

Digitized by Google

kreisende Pendelbewegungen ausführen. Damit eine derartige Bewegung stattfinden kann, müssen die Fäden irgend einen festen Stützpunkt haben, und hierin weichen ja diese Bewegungen ganz von den Schwimmbewegungen ab.[1])

Die Beggiatoa-Fäden sind ausserdem in Besitz einer gewissen Biegsamkeit oder Flexilität, die je nach den verschiedenen Arten grösser oder kleiner ist. Dieselbe ist indess bei den Arten der ebenfalls unbegeisselten Bakterien der Gattung *Spirochaete* weit stärker ausgeprägt. Sie führen ähnliche Bewegungen wie die *Beggiatoa* aus und gleichzeitig krümmen und winden sich ihre schraubenförmigen Fäden auf die sonderbarste Weise und bieten dadurch unter der grossen Schar der beweglichen Bakterien einen sehr fesselnden Anblick dar.

Die hier zuletzt erwähnten Bewegungsweisen sind, wie gesagt, von den Schwimmbewegungen sehr verschieden, und ihre eigentliche Natur ist total unaufgeklärt. Doch scheinen sie nur durch die aktive Thätigkeit des Protoplasmas in Verbindung mit den weichen und nachgiebigen Membranen der Zellen zu stande zu kommen.

4. Die Farbstoffe.

Der grösste Teil der Bakterien ist farblos. Wenn zahlreiche Bakterienindividuen dicht zusammengehäuft (in sogenannten Kolonieen) wachsen, was häufig der Fall ist, so erhalten diese Haufen nur einen weisslichen oder höchstens einen gelblichen Anflug. Es existiert jedoch eine recht grosse Zahl von Bakterien, die Farbstoffe bilden, und die daher Farbstoffbakterien (Pigmentbakterien, chromogene Bakterien) genannt wurden. Unter den Bakterienfarbstoffen sind die meisten Farben des Spektrums in vielen verschiedenen Nüancen vertreten. So finden sich z. B. rote, blaue, indigo, violette, gelbe, braune und grüne Bakterienfarben.

[1]) Höchst eigentümlich und abweichend sind die starken peristaltischen Bewegungen bei der riesigen (20—40 μ dicken) *Beggiatoa mirabilis*.

Digitized by Google

Nach dem Verhalten des Farbstoffes der Zelle gegenüber werden die Pigmentbakterien am natürlichsten in zwei Hauptgruppen gesondert, die man die chromoparen und die chromophoren Bakterien genannt hat (Beijerinck).[1] Nur bei den letzteren sind die Farbstoffe wirklich an die Zelle gebunden und im Protoplasma enthalten; bei den chromoparen Bakterien dagegen finden sie sich zwischen den Zellen in Form kleiner Körnchen ausgeschieden, die dadurch den Kolonieen die für die Art charakteristische Farbe verleihen, während sich die einzelnen Zellen unter dem Mikroskop farblos zeigen. Aus diesem Grunde gehört nur die Behandlung der chromophoren Bakterien hier her, wo die Bestandteile der Zelle besprochen werden. Die chromoparen Bakterien, die die weit überwiegende Mehrzahl der Pigmentbakterien ausmachen, werden daher erst im physiologischen Teil[2] Erwähnung finden, da ihre Farbstoffe zur Zelle nicht gehören, sondern wie andere Stoffwechselprodukte aus derselben ausgeschieden werden und vermutlich ohne direkte Bedeutung für die Lebensthätigkeit derselben sind.

Die Gruppe der chromophoren Bakterien ist verhältnismässig arm und nur zwei Farbstoffe sind hier repräsentiert: ein roter, der den Namen Bakteriopurpurin erhielt und ein blattgrüner, der als mit dem Chlorophyll der höheren Pflanzen identisch oder jedenfalls diesem nahestehend angesehen wird.

Das Bakteriopurpurin tritt bei allen roten Schwefelbakterien sowie vielleicht bei einigen schwefelfreien Arten auf. Es durchdringt gleichmässig den ganzen plasmatischen Zellinhalt (Alfr. Fischer) und ist also nicht, wie einige gemeint haben, an gewisse Schichten des Protoplasmas oder an besondere Farbstoffträger (Chromatophoren) in demselben gebunden, wie es mit den roten, grünen, braunen und blau-

[1] Hierzu mögen noch als eine weniger wesentliche Abteilung die parachromophoren Bakterien gefügt werden; ihr Farbstoff wird zwar vom Zellinhalt ausgeschieden, aber in der Zellwand aufgespeichert (*Pseudomonas violacea*).

[2] Kap. II, § 3, 5 A.

Digitized by Google

grünen Farbstoffen der Algen der Fall ist. Je nach der in den Zellen vorhandenen Masse erhalten diese eine stärkere oder schwächere Rotfärbung. Während so einige Schwefelbakterien intensiv purpurfarbig sind, giebt es andere, die nur einen ganz schwachen rötlichen oder violetten Anflug haben, und einige sind ganz farblos.

Die chemischen Verhältnisse des Bakteriopurpurins sind nur wenig bekannt, und man weiss z. B. nicht einmal mit Sicherheit, ob es ein einzelner Stoff oder ein Gemisch von mehreren ist. In absolutem Alkohol wird es leicht gelöst,

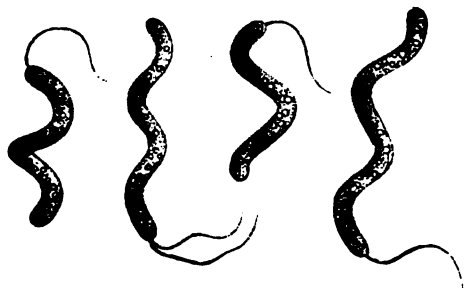


Fig. 52. *Spirillum sanguineum* (Ehrenberg) Cohn, eine Purpurschwefelbakterie. 660:1. (Nach Warming.)

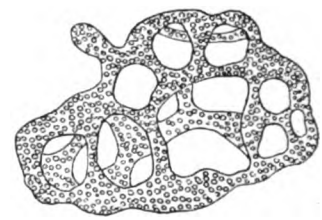


Fig. 53. (*Clathrococcus roseopersicinus* Cohn) eine Purpurschwefelbakterie. 250:1. (Nach Zopf.)

während es in Wasser, Äther oder Chloroform unlöslich ist. Die alkoholische Lösung zeigt ein eigentümliches Spektrum, das in gewissen Beziehungen an das des Chlorophylls erinnert, während es in andern von diesem entschieden abweicht. Mehrere, erst später zu erörternde Verhältnisse,[1]) machen es in hohem Grade wahrscheinlich, dass das Bakteriopurpurin für die Lebensthätigkeit der Bakterien eine ähnliche Rolle spielt wie das Chlorophyll für die der höheren Pflanzen.

Auch grüne Bakterien wurden beschrieben (*Bacterium viride, chlorinum* etc.).[1]) Von dem in denselben enthaltenen Farbstoff wird angegeben, dass er mit dem Chlorophyll als identisch anzusehen sei und dieselbe Bedeutung wie dieses

[1]) Siehe Kap. II § 1, unter Kohlenstoffernährung.

Digitized by Google

habe, allein er ist nicht näher bekannt, da man nicht grössere Mengen dieser Bakterien vor sich gehabt hat. Zudem kann es als nicht einmal mit Sicherheit entschieden angesehen werden, ob diese grünen Formen wirklich Bakterien sind, oder ob man sich nur von gewissen winzigen, bakterienähnlichen Grünalgen (*Stichococcus* u. a.) habe täuschen lassen.

§ 4. Die Vermehrung (Zellteilung).

Die Vermehrung der Bakterien geschieht, wie früher erwähnt, dadurch, dass sich die Zellen teilen oder gespalten werden, wonach sich die Teilungsprodukte entweder sofort trennen oder auf kürzere oder längere Dauer aneinander haften können. Diese Vermehrungsweise hat den Namen Spaltpilze, Schizomycetes, als eine andere Bezeichnung der Bakterien veranlasst (Nägeli).

Die zwischen zwei Zellteilungen verlaufende Zeitdauer ist in höchstem Grade von den äusseren Umständen, unter denen die Bakterien leben, abhängig; unter günstigen Verhältnissen ist sie jedoch nur gering nämlich etwa eine halbe Stunde. Man hat ihr den recht unzutreffenden Namen „die Generationsdauer" beigelegt.

Ist dieselbe für eine gegebene Bakterie festgestellt, so wird man nach der früher (p. 9) für Zellteilungen nach einer Richtung des Raumes mitgeteilten Formel ($e = 2^n a$) die endliche Anzahl der inner-

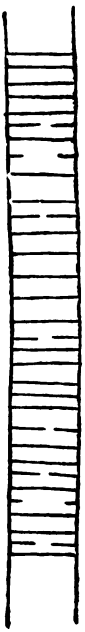


Fig. 54. Wandbildung und Zellteilung bei einer Cyanophycee (*Oscillatoria terebriformis* Agardh). Optischer Längsschnitt durch einen Faden, dessen Zellen in lebhafter Teilung begriffen sind. Man sieht die neuen Wände als Linien, die von der Zellperipherie gegen die Mitte hineinwachsen, um zuletzt zusammenzuschliessen und eine vollständige Scheidewand zu bilden. Der Deutlichkeit wegen ist der Zellinhalt fortgelassen. 480 : 1.

Digitized by Google

halb eines gewissen Zeitraumes durch Teilung hervorgegangenen Bakterienindividuen berechnen können. Wenn man die Generationsdauer = $^1/_2$ Stunde setzt und von einer einzelnen Bakterie ausgeht, so wird man finden, dass dieselbe nach 24 Stunden $e = 2^{48}$ oder nicht weniger als 281 Billionen Individuen erzeugt hat. So schlimm ist es aber glücklicherweise nur nach der Theorie, denn in Wirklichkeit werden zahlreiche verschiedenartige, äussere Umstände einer so kolossalen Vermehrungsgeschwindigkeit Schranken setzen.

Über die näheren Umstände bei der Teilung der Zellen weiss man nur wenig. Dass die Teilung mit der Bildung einer Scheidewand eingeleitet wird, ist bekannt, wie sich aber diese im einzelnen vollzieht, weiss man nicht mit Sicherheit. Wir dürfen jedoch nach unserer Kenntnis über die Zellteilungen anderer niederer Gewächse per analogiam annehmen, dass die auf dieselbe Weise bei den Bakterien geschehen, nämlich dadurch, dass ungefähr in der Mitte der Wand der Zelle, die sich zur Teilung anschickt, eine ringförmige Membranbildung entsteht; diese wächst weiter gegen das Centrum der Zelle, bis sie zuletzt geschlossen wird und eine vollständige Scheidewand zwischen den neuentstandenen Zellen bildet (Fig. 54).

Diese Vermutung wird durch die Beobachtungen bestätigt, die in Bezug auf das Verhalten des Protoplasmas und der Vakuolen bei der Teilung gemacht sind. Besonders deutlich treten diese Verhältnisse bei dem grossen *Bacillus oxalaticus*, der eine grosse Centralvakuole besitzt, hervor. Wenn sich diese Bakterie zur Teilung anschickt, kann man beobachten, dass sich in der Mitte der Längswand der Zelle eine ringförmige Protoplasmaleiste bildet, welche einwärts wächst und die grosse Vakuole dadurch zuletzt in zwei kleinere teilt (Fig. 55 d). In diesem Plasmaring ist vermutlich die neue Scheidewand eingeschlossen; sie ist aber zu Anfang noch so zart und fein, dass sie nicht gesehen werden kann. Die im Plasma enthaltenen „roten Körner" spielen, wie früher erwähnt, bei dem Teilungsprozess so viel wir sehen können keine Rolle.

Digitized by Google

Bisweilen scheint die ringförmige Scheidewandbildung in der Mitte nicht vollständig zusammen zu schliessen, so dass eine feine centrale Öffnung zurückbleibt, durch welche die Protoplasmakörper der neugebildeten Zellen mit einander in Verbindung stehen (Arth. Meyer, Alfr. Fischer) (Fig. 56).

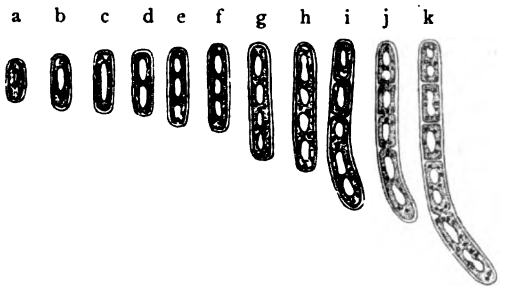


Fig. 55. *Bacillus oxalaticus* Zopf. Vakuolenbildung und Zellteilung. Bei d sieht man, wie die Centralvakuole durch eine Plasmascheidewand in zwei Teile geteilt wird, während die Wand selbst noch unsichtbar ist. Bei i, j, k, ist die Wandbildung sichtbar. 1000:1. (Nach Migula.)

Fig. 56. *Cladothrix dichotoma* Cohn. Zellen mit Plasmaverbindungen. (Nach Arthur Meyer.)

Dies ist jedenfalls bei *Cladothrix dichotoma* der Fall, deren einzelne Zellen so durch feine, die Scheidewände durchsetzende Plasmastränge verbunden sind (Plasmaverbindungen). Diese Verhältnisse sind jedoch nur wenig untersucht, vermutlich werden sich aber die Plasmaverbindungen bei Bakterien recht verbreitet zeigen.

Wenn sich die Bakterienzellen zur Teilung anschicken, erleiden sie gewöhnlich einige dementsprechende Änderungen an Gestalt und Volumen. In dieser Beziehung scheinen die Kugelbakterien (*Coccaceae*) entwicklungsgeschichtlich von allen andern Bakterien scharf gesondert zu sein (Migula), sofern sich zeigen wird, dass die an einer Anzahl von echten kugelförmigen Bakterien gemachten Beobachtungen allgemeingültig sind.

Bei den stäbchen-, schrauben- und fadenförmigen Bakterien wird die Zellteilung dadurch eingeleitet, dass

Digitized by Google

sich die Zellen verlängern, zu ungefähr der doppelten Länge strecken und zwar in die zur später gebildeten Scheidewand senkrechten Richtung, und erst nachdem diese Streckung stattgefunden hat, entsteht die Wand zwischen den neuen Zellen. Diese sind daher in der Regel von ungefähr derselben Gestalt und Grösse, wie die Mutterzelle oder doch nur wenig kürzer (Fig. 57).

Bei den echten kugelförmigen Bakterien ist aber das Verhältnis anders. Wenn sich eine Kugelbakterie teilen soll, ändert sie nicht ihre Form, höchstens wird sie ein wenig vergrössert, aber gleichmässig nach

Fig. 57. Schema der Zellteilung bei einer Stäbchenbakterie. Die Zellen strecken sich vor der Teilung der Länge nach. (Nach Migula.)

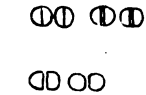


Fig. 58. Schema der Zellteilung einer Kugelbakterie mit Teilungen nach einer Richtung des Raumes. Die Zellen werden, ohne sich vor der Teilung zu strecken, gespalten. (Nach Migula.)

allen Richtungen, so dass sie eine grössere Kugel wird. Darauf tritt in der Kugel eine diametrale Scheidewand auf, die dieselbe zu zwei Halbkugeln spaltet; diese trennen sich sodann, um sich erst allmählich zur Kugelform abzurunden und zu der für die Art normalen Grösse auszuwachsen. (Fig. 58, 59.)

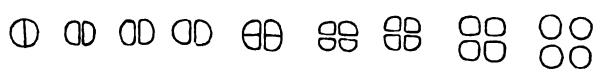


Fig. 59. Schema der Zellteilung bei einer Kugelbakterie mit Teilungen nach zwei Richtungen des Raumes. Die Zellen werden, ohne sich vor der Teilung zu strecken, gespalten. (Nach Migula.)

Dieser, wie es scheint recht scharfe Gegensatz zwischen der Teilungsweise der Kugelbakterien und der übrigen Bakterien, kann kürzlich so ausgedrückt werden: Bei den Kugelbakterien wachsen die durch die Teilung neu entstandenen Zellen erst nach derselben zu normaler Form und Grösse

Digitized by Google

aus, während die Zellen bei allen übrigen schon vor der Teilung solche Grössen- und Formänderungen erleiden, dass die neugebildeten Zellen sofort wesentlich dieselbe Form und dasselbe Aussehen wie die Mutterzellen haben.

§ 5. Die Sporenbildung (Dauersporen und Gonidien).

Unter dem Namen Sporen hat man bei den Bakterien einige Zustandsformen von übrigens sehr verschiedener Beschaffenheit zusammengestellt, deren Bildung aber ein Aufhören oder doch eine vorläufige Unterbrechung der vegetativen Entwickelung bezeichnet. Nach der Entstehungsweise und den übrigen Verhältnissen zerfallen sie in zwei natürlich und scharf gesonderte Gruppen und können nach ihren wesentlichsten Eigenschaften beziehungsweise als Dauerzellen und Vermehrungszellen bezeichnet werden. Als ganz verschiedenartige Bildungen mögen sie hier jede für sich behandelt werden.

A. Die Dauersporen.

Wenn von Bakteriensporen die Rede ist, denkt man im allgemeinen an die Dauersporen, Endosporen oder einfach Sporen. Nicht alle Bakterien bilden Dauersporen, doch sind dieselben schon bei einer recht bedeutenden Anzahl von Arten bekannt, so bei mehreren der wichtigen pathogenen Bakterien.

In morphologischer Beziehung können die Sporen als dickwandige Zellen mit stark lichtbrechendem und kondensiertem (wasserarmem) Inhalt charakterisiert werden. Sie entstehen durch eine Art freier Zellbildung innerhalb der vegetativen Zellen (endogen) und zwar aus dem Inhalt derselben, in dem ein grösserer oder kleinerer Teil desselben sich mit einer selbständigen Wand, der Sporenwand, umgiebt, worauf sie später aus den Mutterzellen frei werden, indem sich die Wände dieser all-

Digitized by Google

mählich auflösen.[1]) Unter günstigen Bedingungen keimen sie, d. h. sie wachsen zu ähnlichen vegetativen Zellen, wie diejenigen, aus denen sie entstanden, aus.

In biologischer Beziehung zeichnen sie sich dadurch aus, dass sie eine grössere Widerstandsfähigkeit gegen schädliche äussere Einwirkungen besitzen als die vegetativen

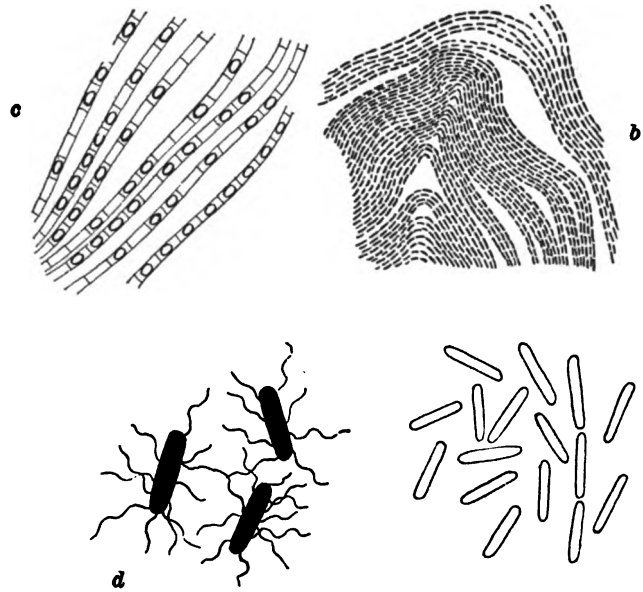


Fig. 60. *Bacillus subtilis* (Ehrenberg) Cohn. Heubacillus. a schwärmende (ungefärbte) Stäbchen, b kettenförmige Zellverbände (Streptobacillus); c sporenbildende Fäden; d schwärmende Fäden nach dem Löfflerschen Verfahren gefärbt. a, c, d 1000:1, b 100:1. (Nach Migula.)

Zellen und sie sind als Dauerzustände im Leben der Art, wo jede vitale Funktion auf ein Minimum herabgesetzt ist, aufzufassen. Sie verdienen daher den Namen

[1]) Mitunter keimen die Sporen, während sie noch in den Mutterzellen eingeschlossen sind, so (nach Sorokin) bei *Spirillum endoparagogicum.*

Digitized by Google

Dauer- oder Ruhesporen vollständig. Auch ist ihre Bildung, so viel man weiss, besonders von der Gegenwart solcher äusseren Umstände abhängig, die der vegetativen Entwickelung hinderlich sind.

Es muss hier bemerkt werden, dass, wenn man öfters die Bakteriensporen als die besonderen Vermehrungsorgane dieser Lebewesen erwähnt findet, so ist diese Auffassung ganz unberechtigt, besonders von C. Lange klar hervorgehoben. Dass die Vermehrung der Bakterien mit der einfachen Querteilung der vegetativen Zellen zusammenfällt, wurde früher erwähnt, während die Sporen, wie gesagt, allein als ruhende, resistente Zustände anzusehen sind, und deren Bedeutung vermutlich die ist, das Bestehen der Art in ungünstigen Lebenslagen, wo dasselbe wegen der geringeren Widerstandsfähigkeit der vegetativen Zellen bedroht war, zu sichern.

1. Die Sporen und der Nachweis derselben.

Infolge der Entstehungsweise der Sporen sind sie stets sehr klein. Nur wenige und einfache Formen kommen vor, am häufigsten sind sie eiförmig oder ellipsoidisch. Bei einigen nähern sie sich der Kugelform (z. B. bei *Bacillus Tetani*) während sie bei andern im Gegenteil länglicher sind. Die Umrisse sind gewöhnlich abgerundet, seltener scharfeckig, letzteres z. B. bei *Bacterium brachysporum* Burchard, wo sie unter dem Mikroskop fast quadratisch erscheinen.

Bei *Bacillus tumescens* sind die ellipsoidischen Sporen an beiden Polen mit einem deutlich hervorstehenden Spitzchen versehen (Arth. Meyer).

Die Sporenwand ist eine dicke, feste und scharf konturierte Membran, die oft von einer helleren, gallertartigen Substanz umgeben zu sein scheint. Im Gegensatz zu den Dauersporen der meisten übrigen Thallophyten ist sie vollends glatt und unskulptiert; eine

Digitized by Google

interessante Ausnahme von dieser Regel bildet jedoch der in der neuesten Zeit entdeckte *Bacillus asterosporus*, dessen Sporenwand mit radial ausgehenden Leisten versehen sind, die dadurch der Spore Sternform verleihen (Arthur Meyer) (Fig. 62). In den allermeisten Fällen zeigt sich die

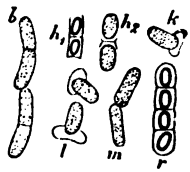


Fig. 61. *Bacillus Megatherium* de Bary.
Sporenbildung. h und r sind Zellen mit reifen, dickwandigen Sporen, l und k keimende Sporen. 600:1. (Nach de Bary.)

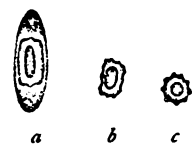


Fig. 62. *Bacillus asterosporus* (Arth. Meyer).
a sporentragende Zelle, b Längs- und c Querschnitt einer Spore. a 2400:1 b, c 1800:1. (Nach Arth. Meyer.)

Membran als ein einzelnes, selbst bei den stärksten Vergrösserungen nicht geschichtetes Häutchen; doch nicht ohne Ausnahmen: bei dem erwähnten *Bac. asterosporus*, sowie bei einer andern neuentdeckten Form, *Bact. Petroselini* Burchard, ist sie aus zwei Häutchen zusammengesetzt, was deutlich zum Vorschein kommt, wenn dieselben bei der Keimung abgeworfen werden. Der Nachweis dieser Thatsache ist von einer gewissen Bedeutung, indem es dadurch möglich wird, dass die Wand der Bakteriensporen wie die so vieler Algen- und Pilzsporen aus zwei Schichten besteht, einer Aussenwand (Exine, Exosporium) und einer Innenwand (Intine, Endosporium), obgleich wir in der Regel, wie erwähnt, nur eine einzige wahrzunehmen vermögen.

Der Inhalt der Sporen ist ein stark lichtbrechendes kondensiertes Protoplasma ohne Vakuolen und sehr wasserarm. Aus diesem Grunde lässt er sich nur schwer färben. Die Ursache dieser starken Lichtbrechung hat man in der Annahme gesucht, dass der Inhalt wesentlich aus öl- oder fettartigen Stoffen bestände, was aber nicht richtig ist. Die üblichen Lösungsmittel für Fettstoffe wie Äther u. dgl. ändern

Digitized by Google

so keineswegs die Lichtbrechung der Sporen, was geschehen müsste, wenn der Inhalt besonders aus Fett bestände.

In ungefärbten Präparaten von sporenhaltigen Bakterien zeigen sich die Sporen als lichtbrechende Körnchen in den Zellen. Wenn man solche sporentragende Zellen mit den gewöhnlichen Tinktionsmitteln färbt, so wird man fast immer finden, dass, während die Wand der Mutterzelle und das die Spore umgebende Protoplasma stark gefärbt wird, diese den Farbstoff nicht aufnimmt und sich daher als ein ungefärbter Fleck in den gefärbten Zellen zeigt. Doch kann man durch besondere Verfahren, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann, das Entgegengesetzte erreichen, nämlich dass die Sporen gefärbt werden, während die Mutterzellen ungefärbt bleiben oder man kann sogar durch eine sogenannte Doppelfärbung bewirken, dass die Sporen eine andere Farbe als die Mutterzellen annehmen (z. B. rot gegen blau) und sich dadurch von diesen sehr scharf abheben. Dergleichen Färbungsverfahren wendet man daher häufig und mit Vorteil zum Nachweis von Sporen in den Bakterienzellen an; doch muss ausdrücklich bemerkt werden, dass Färbungen nicht mit absoluter Sicherheit die Sporennatur körnchenartiger, sporenähnlicher Bildungen zu entscheiden vermögen, sondern allein die Keimung. Letztere ist hier das einzig zuverlässige Kriterium, und solange diese nicht beobachtet ist, darf es nicht als entschieden angesehen werden, ob wir es in einem gegebenen Falle mit wirklichen Sporen oder nur mit sporenähnlichen Plasmabildungen, Vakuolen u. s. w. zu thun haben (siehe auch S. 26—27).

2. Die Bildung der Sporen.

Über die näheren Verhältnisse bei der Bildung der Sporen herrscht Meinungsverschiedenheit. Übrigens darf man wohl als sicher annehmen, dass die Bildung der Sporen nicht immer auf dieselbe Weise bei den verschiedenen Bakterienarten stattfindet. Eins der

Digitized by Google

am längsten und besten bekannten Beispiele bietet der gemeine Heubacillus, *Bacillus subtilis*. Wenn diese Bakterie einige Zeit in Heuinfus gezüchtet wird, findet man, dass sich an der Oberfläche der Flüssigkeit eine schmutzig gefärbte Haut bildet, welche aus langen Fäden besteht, die wieder aus kürzeren Zellen zusammengesetzt sind. In diesen entstehen nun die Sporen, und jede Zelle hat die Fähigkeit solche zu bilden; hier ist keine Sonderung zwischen allein vegetativen und allein sporentragenden Zellen (Fig. 60) Der erste Anfang der Sporenbildung beginnt damit, dass im bisher gleichmässigen Inhalt der Zellen sich einige kleine Körnchen zeigen, deren Zahl allmählich zunimmt und die zuletzt zu grösseren zusammenfliessen. Die hierdurch gebildeten grösseren Körnchen werden mehr lichtbrechend und vereinigen sich schliesslich zu einer ovalen, stark lichtbrechenden, dickwandigen Spore, die scheinbar von einer helleren, gallertartigen Substanz umgeben wird. Nachdem sich die Reifung vollzogen hat, werden die Wände der Mutterzellen gelöst, und die schweren Sporen sinken zu Boden in der Flüssigkeit.

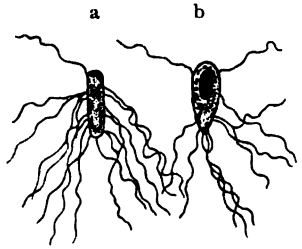


Fig. 63. *Bacillus amylobacter* van Tieghem (= *Clostridium butyricum* Prazmowski) eine Buttersäurebakterie.

a vegetative, schwärmende Zelle; b sporentragende, angeschwollene Zelle, deren ganzer Plasmainhalt zur Sporenbildung nicht verbraucht ist. 1200:1. (Nach Alfr. Fischer.)

Auf dieselbe Weise wie bei *B. subtilis* werden die Bakteriensporen gewöhnlich gebildet; mitunter geschieht sie jedoch wesentlich anders, indem es bei einigen Bakterien nie zu einer Körnchenbildung oder Granulation des Inhalts kommt, die ja beim Heubacillus die erste Einleitung zu der Sporenbildung war, sondern ein Teil des vollständig gleichmässigen Plasmas zieht sich einfach von der Wand der Mutterzelle zurück und umgiebt sich mit einer

Digitized by Google

dicken Membran, die Sporenwand. Die Spore konstituiert sich also hier gleich in ihrer endlichen Grösse, während diese bei dem von *B. subtilis* repräsentierten Typus erst allmählich erreicht wird, nämlich durch das Wachstum und das Zusammenfliessen der Körnchen. Diese beiden Typen der Sporenbildung sind die wichtigsten; ausserdem kann man gewisse kleinere Abweichungen hiervon treffen; dieselben sind jedoch so unwesentlich, dass sie hier nicht näher erörtert werden sollen.

In den meisten Fällen wird der ganze plasmatische Inhalt der Mutterzelle zur Sporenbildung verbraucht, welche daher notwendigerweise den Untergang der Mutterzellen herbeiführen muss. Diese Regel ist jedoch nicht ohne Ausnahmen, indem einige Bakterien nur einen geringeren Teil des Protoplasmas der Zelle zum Aufbau ihrer Sporen anwenden. Solche Bakterien sind daher imstande ihr Leben, nachdem die Sporen gebildet sind, fortzusetzen, und die beweglichen Formen können mit der Bewegung fortfahren, indem die Geisseln nicht abgeworfen werden (Alfr. Fischer).

Normal wird nur eine Spore in jeder Mutterzelle gebildet. Doch kann man bei gewissen Bakterien (z. B. *Bacillus inflatus* und *Bacillus amylobacter*) bisweilen, aber nur als eine Ausnahme, zwei parallel geordnete Sporen in derselben Zelle finden (Fig. 64, 65).

Zahlreiche Bakterien erleiden im Laufe der Sporenbildung wesentliche Formänderungen, die teilweise von der Lage der Sporen in den Mutterzellen bedingt werden. Man kann mit Hinblick auf diese Verhältnisse drei Kategorieen von Bakterien unterscheiden:

a. Keine Formänderungen unter der Sporenbildung z. B. *Bacillus subtilis*, *Bacillus megatherium*, *Bacterium Anthracis* (Fig. 60, 61).

b. Die Mutterzelle schwillt in der Mitte an, so dass die Stäbchen Citronenform erhalten (Clostridium). Die Spore oder die Sporen sind dann gewöhnlich innerhalb dieser Anschwellung gelegen, z. B. *Bacillus inflatus*, *Bacillus*

Digitized by Google

amylobacter, *Bacillus Chauveaui* und mehrere andere anaëroben Formen (Fig. 64, 65).

c. Das Ende der Mutterzelle schwillt an und die Spore erhält eine polare Lage: Trommelschlägelform, (Keulenform) z. B. *Bacillus Tetani* u. v. a. In diesem

Fig. 64. *Bacillus inflatus* A. Koch. Sporentragende Zellen. Bei a enthält die Zelle eine, bei b und c zwei Sporen. 2100:1. (Nach A. Koch.)

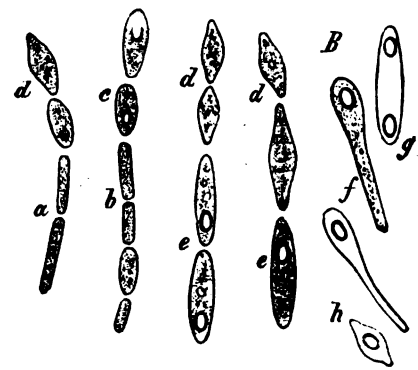


Fig. 65. *Bacillus amylobacter* van Tieghem (= *Clostridium butyricum* Prazmowski) eine Buttersäurebakterie. Sporenbildung. Die Mutterzellen schwellen gewöhnlich in der Mitte (Citronenform, Clostridium) seltener an den Polen (f) an; g eine Zelle mit zwei Sporen. 1020:1. (Nach Prazmowski.)

Falle haben die Sporen oft einen bedeutend grösseren Diameter als die Mutterzellen selbst (Fig. 66).

Da die erwähnten Formänderungen recht augenfällig sind, haben sie veranlasst, dass man sie als wichtige Gattungsmerkmale verwendete (Alfr. Fischer), und einige der vielen Bakteriensysteme beruhen im wesentlichen hierauf. Dazu sind sie aber nach andern Forschern von nicht genügender Konstanz. So wird man z. B. von *Bacillus amylobacter* oft sporentragende Individuen finden, von denen einige Citronenform, andere gleichmässige Stäbchenform besitzen (Fig. 65), während dagegen die charakteristische Form bei anderen Bakterien sehr

Digitized by Google

konstant zu sein scheint, z. B. die Trommelschlägelform beim Tetanus (Fig. 66).

Über mögliche stoffliche Änderungen des Inhalts der Bakterienzellen im Laufe der Sporenbildung weiss man nichts.

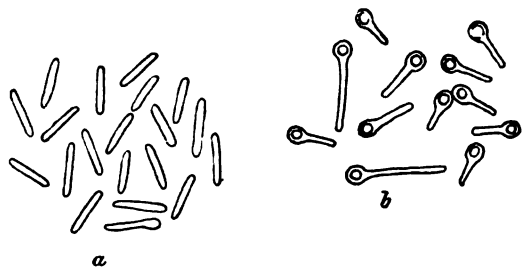


Fig. 66. *Bacillus Tetani* Nicolaier. (Sporenbildung. Die Enden der Mutterzellen schwellen an; Trommelschlägelform). 1000:1. (Nach Migula.)

Doch mag in diesem Zusammenhange auf den Umstand verwiesen werden, dass gewisse anaërobe Buttersäurebakterien während der Sporenbildung durch Jod blau gefärbt werden (was ja auf den Inhalt eines stärkeartigen Stoffes deutet), während die vegetierenden, nicht sporenbildenden Zellen mit Jod nur eine gelbliche Farbe annehmen.

Wie im Vorhergehenden beschrieben, entstehen die Sporen innerhalb ihrer Mutterzellen, also endogen und man hat ihnen daher auch den Namen Endosporen gegeben. Ausser den bisher allein besprochenen Endosporen nehmen einige Forscher (de Bary, van Tieghem, Hueppe u. a.) an, dass bei den Bakterien Dauersporen von anderer Beschaffenheit vorkommen.[1]) Über diese, die sogenannten Arthrosporen, wird angegeben, dass sie nicht endogen in den vegetativen Zellen gebildet werden, sondern einfach dadurch, dass die Zellen ohne morphologische Änderung die Eigenschaften der Dauersporen annehmen. Höchstens werden gleichzeitig die Zellwände etwas

[1]) Über die bei den Scheidebakterien allein vorkommenden Gonidien siehe p. 65—70.

Digitized by Google

verdickt auf ähnliche Weise wie bei den Dauersporen der Cyanophyceen, denen solche Arthrosporen deshalb auch häufig gleichgestellt werden. Als typisches Beispiel einer arthrosporen Bakterie wird man stets *Streptococcus (Leuconostoc) mesenterioïdes* erwähnt finden. Bei dieser Art treten, nach van Tieghem, ausser den gewöhnlichen vegetativen Zellen andere grössere und dickwandigere auf. Es sind dies die Arthrosporen, die als keimfähig bezeichnet wurden, was jedoch spätere Untersucher nicht haben bestätigen können.

Einige Verfasser geben dem Begriff Arthrospore eine sehr weite Ausdehnung, indem sie die Bakterien einfach in zwei Gruppen die endosporen und die arthrosporen teilen. Die letztere Gruppe umfasst dann alle diejenigen Bakterien, bei denen man bisher Endosporen vergeblich gesucht hat, wo aber die vegetativen Zellen ohne morphologische Änderungen die Natur von Dauersporen sollen annehmen können. Man sucht so den morphologischen Begriff der Spore allein auf physiologischem Wege zu charakterisieren. Dies ist schon an und für sich unberechtigt, ausserdem wird man sehen, dass sich die „Arthrospore" als physiologischer Begriff nicht einmal festhalten lässt. Denn im allgemeinen weiss man, dass die rein vegetativen Zellen der Bakterien unter verschiedenartigen Umständen (Alter, früheren Kulturbedingungen) im Besitz von ungleicher Widerstandsfähigkeit gegen ungünstige äussere Verhältnisse sind. Aus diesem Grunde wird, selbst wenn man, was nicht einmal durch Versuche hinreichend bewiesen ist, bei den Arthrosporen eine besonders grosse Widerstandsfähigkeit annimmt, nur ein Graduntersch ied zwischen diesen und den vegetativen Zellen bestehen (E. Chr. Hansen, Migula u. a.), so dass der Begriff auch nicht in physiologischer Beziehung scharf charakterisiert werden kann.

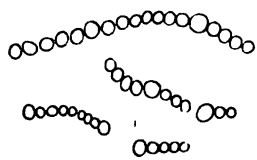


Fig. 67. *Streptococcus pyogenes* Rosenbach. Ketten mit angeschwollenen, Heterocyst-ähnlichen Zellen. 2000:1. (Nach Migula.)

Was die älteren Angaben betrifft, dass bei gewissen Bakterien mit *Streptococcus mesenterioïdes* als Typus Arthrosporen vorkommen, die ähnlich wie die Dauersporen der Cyanophyceen durch Grösse und Wandverdickung von den vegetativen Zellen sich unterscheiden, so muss festgehalten werden, dass diese Angaben unbestätigt sind, und dass ihre Richtigkeit sogar von späteren Forschern verneint werden. Da ausserdem weder eine besonders grosse Widerstandsfähigkeit gegen schädliche äussere Einwirkungen

Digitized by Google

noch ein eigentümlicher Keimungsakt, der ja in dieser Beziehung unser einzig zuverlässiges Kriterium ist, mit Sicherheit bei den vermuteten Arthrosporen festgestellt wurde, so wird man hieraus ersehen, dass jede Berechtigung, dieselben mit echten Dauersporen zu parallelisieren, noch fehlt.

Was den mehrmals erwähnten *Streptococcus mesenterioïdes* betrifft, so mag bemerkt werden, dass vieles dafür spricht, dass die grossen, durch van Tieghem als Arthrosporen beschriebenen Zellen, die auch bei anderen Streptokokken beobachtet wurden (siehe Fig. 67), nicht mit den Dauersporen der Cyanophyceen, sondern mit den bei diesen Algen unter dem Namen Grenzzellen oder Heterocysten bekannten, klaren und dickwandigen Zellen zu vergleichen sind, und deren Bedeutung übrigens vollständig problematisch ist.

Im Vorhergehenden haben wir also gesehen, dass der Begriff Arthrospore in der Bakteriologie als sehr unbestimmt dahingestellt werden muss und in Wirklichkeit als bakteriologischer Begriff sowohl auf morphologischem als physiologischem Wege unbestimmbar ist. Der Name Arthrospore dürfe daher als überflüssig und irreleitend in der Bakteriologie nicht angewandt werden.

3. Die Keimung der Sporen.

Unter günstigen Bedingungen keimen die Sporen, d. h. sie treiben ein sogenanntes Keimstäbchen, das später durch Wachstum und Teilungen vegetative Zellen derselben Beschaffenheit wie die, aus denen sich die Sporen entwickelten, erzeugt. Die näheren Umstände bei diesem Keimungsakt sind bei einer jetzt recht bedeutenden Anzahl von Bakterien gut untersucht, und es scheint als festgestellt betrachtet werden zu müssen, teils dass die Keimung bei derselben Bakterie stets auf dieselbe Weise verläuft, teils dass die verschiedenen Bakterienarten zu einem gewissen Zeitpunkt ihrer Keimungsgeschichte gewisse charakteristische Verschiedenheiten aufweisen, die wegen ihrer Konstanz zu den unserer sichersten morphologischen Artmerkmalen gehören (Burchard.)

Digitized by Google

Die Keimung wird stets auf dieselbe Weise eingeleitet. Das erste Stadium besteht darin, dass die Sporen, deren Inhalt, wie erwähnt, sehr wasserarm ist, reichlich Wasser aufnehmen und dadurch bedeutend anschwellen, sogar bis zu ungefähr der doppelten Grösse. Gleichzeitig verlieren sie ihre früher scharfen Konturen, die Umrisse werden undeutlicher und die frühere starke Lichtbrechung verschwindet, um einem Aussehen Platz zu machen, dass sich demjenigen der vegetativen Zeilen mehr nähert (siehe Fig. 71). Bis zu diesem Zeitpunkt verhalten sich alle bekannten Bakterien ähnlich, im weiteren Verlauf treten, je nach den Arten, charakteristische Verschiedenheiten hervor in Bezug auf die Art und Weise, wie sich das junge Keimstäbchen aus der Sporenwand befreit.

Bei einigen Bakterien kommt es zu keinem sichtbaren Bersten der Sporenwand, dieselbe scheint zu verschleimen oder gelöst zu werden, und das hierdurch befreite Keimstäbchen wächst einfach aus und teilt sich zu vegetativen Zellen. Nur die Sporen ganz weniger Bakterien keimen so (*Bacillus leptosporus* nach L. Klein) (Fig. 68). Bei der vorwiegenden

Fig. 68. *Bacillus leptosporus* L. Klein.
Keimung ohne sichtbare Berstung der Sporenwand. 2000:1.
(Nach Migula.)

Mehrzahl berstet die Sporenwand auf charakteristische Weise an einem vorher bestimmten Punkt. Hiernach können zwei Typen ausgeschieden werden, die aber doch durch Übergänge verbunden sind.

A. Die Sporenwand berstet (oder wird gelöst) am Pol der Spore, und das Keimstäbchen wächst in der Längsrichtung der Spore aus (polare Keimung).

Nach diesem Typus keimen die Sporen der meisten bis-

Digitized by Google

her bekannten Bakterien. Als typische Beispiele mögen *Bacillus amylobacter* (Clostridium) nach Prazmowski und *Bacillus bipolaris* Burchard erwähnt werden (Fig. 69, 71). Gewöhnlich berstet die Wand nur an dem einen Ende der Zelle, und das auswachsende Keimstäbchen trägt daher die geborstene Sporenwand als eine polare Haube. Seltener, z. B. regelmässig bei *Bacillus bipolaris*, wächst das Keimstäbchen durch die beiden Pole der Spore aus (bipolare Keimung).

Fig. 69. *Bacillus amylobacter* van Tieghem (= *Clostridium butyricum* Prazmowski) eine Buttersäurebakterie. Polare Keimung 1020:1. (Nach Prazmowski.)

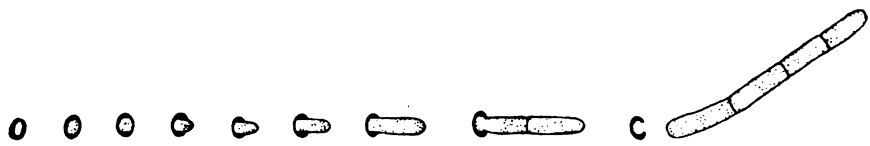


Fig. 70. *Bacillus subtilis* (Ehrenberg) Cohn. Heubacillus. Äquatoriale Keimung. 2000:1. (Nach Migula.)

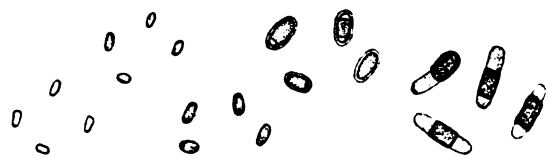


Fig. 71. *Bacillus bipolaris* Burchard. Bipolare Keimung. 1000:1. (Nach Burchard.)

In solchen Fällen bleibt die Sporenwand als ein gürtelförmiges Gebilde um die Mitte des jungen Keimstäbchens sitzen (Burchard) (Fig. 71).

B. Die Sporenwand berstet durch einen medianen (äquatorialen) Riss, durch den das junge Keimstäbchen hervorwächst, in der

Digitized by Google

Regel senkrecht zur Längsachse der Spore (äquatoriale Keimung).

Fig. 72. *Bacillus subtilis* (Ehrenberg) Cohn. Heubacillus. Äquatoriale Keimung. Bei 4 das hufeisenförmige gebogene Keimstäbchen. 600:1. (Nach de Bary.)

Als Beispiele von Arten, die diesem, etwas seltenerem Keimungsmodus folgen, mögen *Bacillus subtilis* und *Bacillus megatherium* erwähnt werden (Fig. 61, 70).

Da das junge Keimstäbchen hier oft nur schwer aus der geborstenen Sporenwand frei wird, so wird man daher häufig Zustände wie die in Fig. 72, 4 abgebildeten finden; hier ist das Keimstäbchen hufeisenförmig gekrümmt, und seine Enden werden noch von den haubenförmigen Sporenwandhälften umschlossen.

Bei einigen neuentdeckten Bakterien, deren Sporenwand durch einen äquatorialen Riss berstet, sind die Verhältnisse von dem beschriebenen etwas abweichend (Burchard). So bildet die

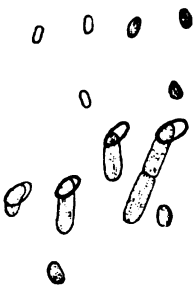


Fig. 73. *Bacillus loxosus* Burchard. Schräge Keimung. 1000:1. (Nach Burchard.)

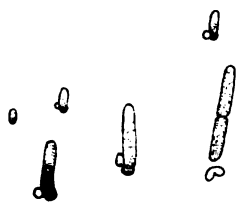


Fig. 74. *Bacillus loxosporus* Burchard. Die Sporenwand besteht durch einen äquatorialen Riss; die Keimung ist aber doch polar, da sich die eine Hälfte der Sporenwand wie eine Haube zurückschlägt. 1000:1. (Nach Burchard.)

Digitized by Google

Wachstumsrichtung des Keimstäbchens bei *Bacillus loxosus* einen spitzen Winkel mit der Längsachse der Spore (schräge Keimung Fig. 73). Bei *Bacillus loxosporus* berstet die Sporenwand ebenfalls äquatorial, die Keimung ist aber doch polar, indem die eine Hälfte der Sporenwand wie eine Klappe zurückgeschlagen wird, und dadurch das Anwachsen des Keimstäbchens in der Längsrichtung der Spore ermöglicht (Fig. 74).

Das Keimstäbchen verhält sich im wesentlichen wie die vegetativen Zellen. Doch ist sein Protoplasma zu Anfang gleichmässiger, ohne Körnchen und Vakuolen, die erst nach und nach zur Entwicklung gelangen. Bei den beweglichen Bakterien bildet das Keimstäbchen bald Geisseln, schwimmt davon und teilt sich auf gewöhnliche vegetative Weise. Man kann daher oft Bakterien antreffen, die mit den noch festsitzenden Resten der alten Sporenwand herumschwimmen, während im Gegenteil bei andern diese sehr schnell gelöst wird und verschwindet.

4. Die Verbreitung und Bedeutung der Sporen.

Wie erwähnt hat man Dauersporen bei einer allmählich recht bedeutend gewordenen Anzahl von Bakterien nachweisen können. Von diesen gehört die ganz überwiegende Mehrzahl zu der Gruppe der Stäbchenbakterien. Von den wichtigeren oder mehr bekannten sporentragenden Stäbchenbakterien mögen beispielsweise folgende erwähnt werden: *Bacterium Anthracis*, *Bacillus Tetani*, *Bac. oedematis maligni*, *Bac. Chauveaui* (Rauschbrand), *Bac. subtilis*, *Bac. Megatherium*, *Bac. mesentericus vulgatus* (eine der sogenannten Kartoffelbakterien), mehrere derjenigen Bakterien, die unter dem Namen Buttersäurebakterien zusammengefasst werden, z. B. *Bac. Amylobacter* van Tieghem (= *Clostridium butyricum* Prazmowski) und *Bac. butyricus* Hueppe etc. etc.

Ausser den Stäbchenbakterien wird einigen Schraubenbakterien (z. B. *Spirillum endoparagogicum* nach So-

Digitized by Google

rokin) die Fähigkeit, Dauersporen zu bilden, zugeschrieben. Unter den Kugelbakterien kennt man keine ganz unzweifelhaften Beispiele vonsporenbildenden Arten, und bei den Scheidenbakterien (*Chlamydobacteriaceae*) fehlen die Dauersporen gänzlich.

Die Bedeutung der Dauersporen für die Art ist, wie früher erwähnt, in ihrer grossen Widerstandsfähigkeit gegen schädliche äussere Einwirkungen (schlechte Ernährungsverhältnisse in alten Kulturen, extreme Temperaturen, Giften, weitgehenden Eintrocknungen u. s. w.) zu suchen; denn diese Widerstandsfähigkeit ist so bedeutend, dass sie nicht allein die der vegetativen Zellen bei derselben Art weit übertreffen, sondern überhaupt sind die Bakterien im Sporenzustande die zählebigsten aller Organismen. Diese Verhältnisse werden später im physiologischen Teil (siehe II. Kap. § 2, 2) näher erörtert werden, hier mag aber schon beispielsweise gesagt sein, dass, während die vegetativen Zellen bei *Bacillus subtilis* schon nach 20 minutenlangem Aufenthalt in siedendem Wasser getötet werden, ein dreistündiges Kochen notwendig ist, damit die Sporen mit Sicherheit getötet werden[1]) (Brefeld), und die Sporen anderer Bakterien sind im stande noch längere Einwirkung von kochendem Wasser vertragen zu können ohne die Keimfähigkeit zu verlieren. (Besonders wegen seiner Widerstandsfähigkeit bekannt ist z. B. *Bacillus mesentericus vulgatus* u. a. der sogenannten Kartoffelbakterien, siehe später im speziellen Teil.) Eine derartige Widerstandsfähigkeit extremen Temperaturen gegenüber ist ausserhalb der Bakterien bisher in der Welt der Organismen unbekannt.

Auch Giften gegenüber (wie Karbolsäure, Sublimat u. s. w.)

[1]) Führt man dagegen das Kochen bei Temperaturen über 100° aus, so werden die Sporen verhältnismässig schnell getötet, so bei 105° im Laufe einer Viertelstunde, bei 110° schon nach fünf Minuten. Aus diesem Grunde wendet man zu sicherer und schneller Sterilisation von sporenhaltigem Material die Einwirkung gespannter Dämpfe an, was stets zum Ziel führen wird. (Autoklavensterilisation.)

Digitized by Google

zeigen die Sporen weit grössere Widerstandsfähigkeit als die vegetativen Zellen, und ebenfalls sind sie im stande, lange dauernde Eintrocknung auszuhalten, ohne ihre Keimfähigkeit zu verlieren, wenn sie wieder unter günstige Bedingungen gebracht werden (in einem Versuche mit *Bacillus Megatherium* z. B. während drei Jahre).

Nach dem Vorliegenden muss daher als festgestellt betrachtet werden, dass die Sporen in weit höherem Grade als die vegetativen Zellen schädliche äussere Einwirkungen vertragen können, und dass wir gerade hierin ihre Bedeutung für die Art suchen müssen, scheint unzweifelhaft; zugleich weiss man, dass die Sporenbildung eben oft stattfindet, wenn die vegetative Entwickelung gehemmt wird oder aufhört.

Dagegen wissen wir gar nicht wovon und aus welchen Eigentümlichkeiten im Bau und Inhalt der Sporen ihre bedeutende Widerstandsfähigkeit abhängt. Wenn man so z. B. die Fähigkeit, eine mehrstündige Erhitzung bis zum Siedepunkt zu ertragen als eine Folge der besonders dicken und widerstandsfähigen Membranen der Sporen zu erklären gesucht hat, so ist eine solche Auffassung ganz unwahrscheinlich und unhaltbar. Wir stehen überhaupt hier weit komplizierteren Verhältnissen gegenüber, die so lange nichts über die nähere Beschaffenheit des Sporeninhalts bekannt ist, sich ganz unserem Verständnis entziehen (siehe übrigens Kap. II, § 2, 2).

B. Die Gonidien.

Gonidien kommen nur bei den sogenannten Scheidenbakterien (Chlamydobacteriaceae) vor, bei derjenigen Gruppe von verhältnismässig hoch organisierten Wasserbakterien, die in vielen Beziehungen den eigentlichen Bakterien fern stehen. Es wurde früher erwähnt, dass die Gonidien infolge ihrer Bildung und Bedeutung von den Dauersporen wesentlich verschieden sind, und dass sie im Gegensatz zu diesen als Zellen, die im Dienste der Vermehrung stehen,

Digitized by Google

anzusehen sind. Sie zeigen daher auch keine derjenigen Eigentümlichkeiten, die für die Dauersporen charakteristisch sind; so entstehen sie nicht endogen in Mutterzellen und haben weder dicke Membranen noch zeigen sie ausgeprägte Widerstandsfähigkeit gegen schädliche äussere Einwirkungen. Auch geht keine Ruheperiode ihrer späteren Entwickelung voraus, sie sind aber im Gegenteil sofort nach ihrer Bildung und ihrem Freiwerden im stande, vegetativ ohne jede Sprengung und Abwerfung der Membran auszuwachsen. Übrigens sind die Gonidien bei den verschiedenen Scheidenbakterien von ziemlich ungleichmässiger Beschaffenheit, so bei einigen unbeweglich, bei andern mit echten Geisseln und dadurch auch mit Schwärmfähigkeit begabt.

1. Unbewegliche Gonidien.

Die einfachste Form von Gonidien findet sich bei der Gattung *Chlamydothrix*,[1]) unverzweigten fadenförmigen Bakterien, die von einer Scheide umschlossen sind. Die Gonidien sind hier einfach Zellen, die, nachdem sie sich aus der Verbindung mit den übrigen Fadenzellen gelöst haben, abgerundet werden und durch die offene Scheidenmündung in das umgebende Wasser hinausdringen (Fig. 75). Bei einigen Arten sind sie kugelig, bei andern nähert sich die Form mehr dem ellipsoidischen. Wegen ihrer Unbeweglichkeit werden sie passiv vom Wasser weiter getragen, bis sie an irgend eine Stelle gelangen, wo sie sich festsetzen und zu ähnlichen vegetativen Fäden wie diejenigen, aus denen sie entstanden, auswachsen können.

Beim sogenannten Brunnenfaden (*Crenothrix polyspora* Cohn), der wie *Chlamydothrix* aus unverzweigten Fäden besteht, finden sich zweierlei Gonidien, einige grössere Ma-

[1]) Zur Gattung *Chlamydothrix* rechnen wir hier ausser einigen in neuerer Zeit entdeckten Bakterien noch einen Teil von denjenigen Formen, die früher den Namen *Leptothrix* führten.

Digitized by Google

krogonidien und einige kleinere Mikrogonidien. Die ersteren entstehen auf ganz dieselbe Weise wie die Gonidien bei *Chlamydothrix*, also einfach dadurch, dass die obersten Fadenzellen losgerissen und abgerundet werden und die Scheiden verlassen, bisweilen, nachdem sie sich erst durch Wände parallell mit der Längsachse der Fäden zu zweien geteilt haben. Die Mikrogonidien entstehen dadurch, dass die oberen Fadenzellen durch Scheidewände nach allen drei Richtungen des Raumes in kleinere Zellen abgeteilt werden. Diese runden sich hernach gegenseitig ab, und werden aus den Scheiden als Mikrogonidien entlassen. Die weitere Entwickelung beiderlei Gonidien ist die-

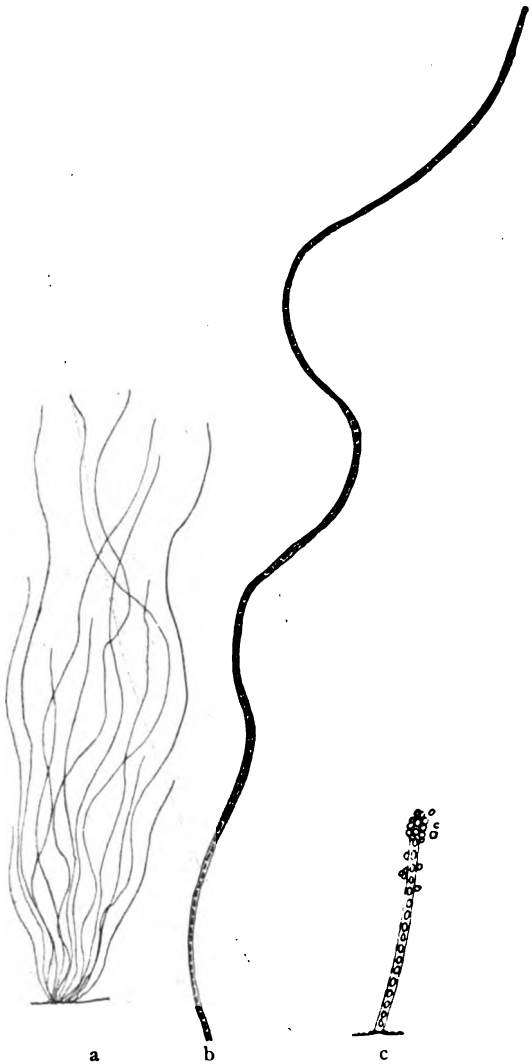
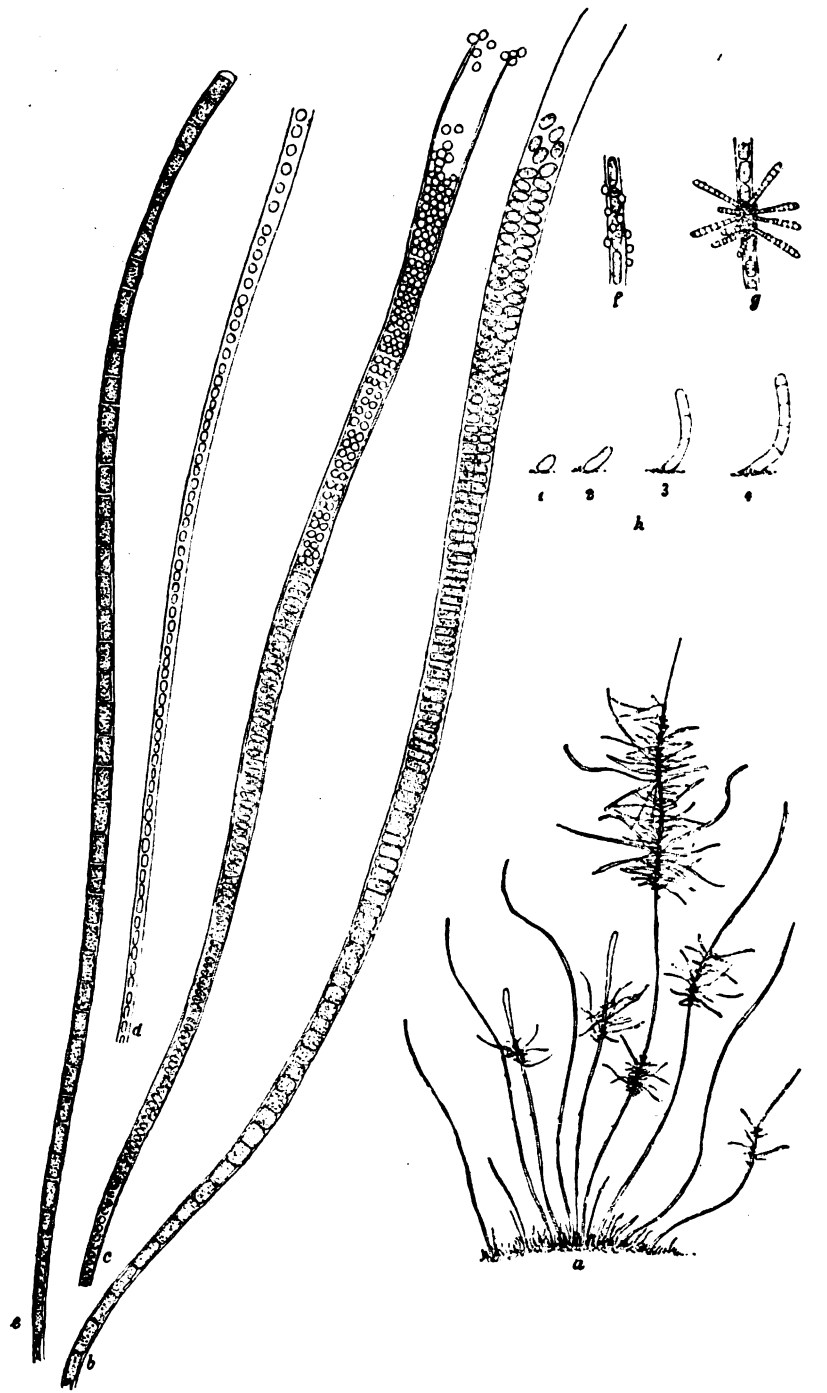


Fig. 75. *Chlamydothrix hyalina* Migula.
a festsitzende Fäden, b ein Faden, der nach Jodbehandlung seine Gliederung in Zellen zeigt, b ein gonidienbildender Faden. a 100:1. b, c 1000:1.
(Nach Migula.)

Digitized by Google



Digitized by Google

selbe; oft setzen sie sich an den *Crenothrix*fäden selbst fest und wachsen dort zu vegetativen Fäden aus; hierdurch werden solche Individuen scheinbar verzweigt (Fig. 76).

Crenothrix polyspora tritt u. a. häufig in Brunnen und künstlichen Wasserleitungen auf, wo sie wegen ihrer rapiden und kolossalen Entwickelung so gefürchtet ist, dass man sogar an mehreren Orten besondere Kommissionen zum Zweck ihrer Bekämpfung gebildet hat.

Soweit bekannt, muss die Ursache der schnellen und gewaltigen Verbreitung dieser Bakterie gerade in ihrer reichlicheren Gonidienbildung gesucht werden.

2. Bewegliche Gonidien.

Bei *Cladothrix dichotoma*, einer anderen gewöhnlichen Wasserbakterie, die aus verzweigten Fäden besteht, treffen wir die Bakteriengonidien in ihrer höchst entwickelten Form. Sie sind hier stäbchenförmig oder cylindrisch und mit einem lateralen Geisselbüschel versehen, der an einem Punkt unweit des Stäbchenendes entspringt (Fig. 77). Sie werden oft (zu Reihen) aus den Scheiden frei, indem diese zerfliessen und gelöst werden, und schwimmen hierauf lebhaft herum, um zuletzt durch eine Art ausgeschiedenen Kitts an ein Substrat

Fig. 77. *Cladothrix dichotoma* Cohn.
Teil eines verzweigten, gonidienbildenden Fadens. 1000:1.
(Nach Alfr. Fischer.)

Fig. 76. *Crenothrix polyspora* Cohn, Brunnenfaden.
a Gruppe von festsitzenden Fäden; an einigen sind die Gonidien zu neuen Fäden ausgewachsen, b makrogonidienbildender Faden; c mikrogonidienbildender Faden; d Faden, der nur eine Reihe von kleinen Gonidien bildet; e vegetierender Faden; h, f, g keimende Gonidien. a 80:1, b—h 1000:1.
(Nach Migula.)

Digitized by Google

(oft ältere *Cladothrix*individuen) anzuhaften und zu vegetativen Fäden auszuwachsen.

Man hat früher behauptet, dass diese Bakterie ausser den erwähnten stäbchenförmigen Gonidien auch im stande sei sowohl kugel- als auch schraubenförmige zu bilden (Zopf); dies ist aber nach späteren Forschern (Büsgen u. a.) unrichtig und muss als missverstandene Beobachtungen an unreinen Kulturen aufgefasst werden. Schraubenförmige Gonidien kennt man bis jetzt bei den Bakterien nicht.

Bei der zu den Schwefelbakterien gehörenden Gattung *Thiothrix*, deren Fäden von einer zarten Scheide umgeben sind, übrigens aber der Gattung *Beggiatoa* vollständig ähneln, finden sich bewegliche, aber unbegeisselte Gonidien. Die Bewegung muss wohl hier mit der von *Beggiatoa* und den blaugrünen *Oscillatorien* am ehesten verglichen werden, ist aber übrigens wie die Bewegung dieser Formen ungenügend verstanden. Die *Thiothrix*-Gonidien sind stäbchenförmig und bestehen oft wie entsprechende Gebilde (die Hormogonien) bei den *Cyanophyceen* aus mehreren, loser oder fester verbundenen Zellen (Winogradsky).

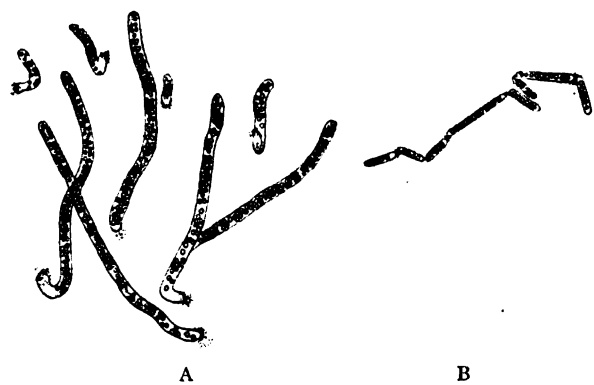


Fig. 78. A *Thiothrix nivea* Winogradsky, B *Thiothrix tenuis* Winogradsky. A Fäden, die einem Deckgläschen anhaften. B Abgeschnürte Gonidienreihe. 900:1. (Nach Winogradsky.)

Digitized by Google

§ 6. Makroskopische Wuchsformen, Kolonieen.

Unter makroskopischen Wuchsformen der Bakterien versteht man diejenigen Formen, unter denen sie dem unbewaffneten Auge erscheinen. Diese sind in der Regel wenig charakteristisch und augenfällig, blosse Aggregate oder Zellhaufen, die durch Gallertbildung und Verschleimung (Kapselbildung) der äussersten Wandschichten an einander haften. Auf festen Nährböden können sie z. B. unbestimmt begrenzte schleimige Überzüge bilden, die jedoch mitunter charakteristische Farben besitzen, und wenn der Nährboden eine Flüssigkeit ist, so können sie sich hierin als mehr oder weniger formlose Klumpen oder Flocken verbreiten; dieselben halten sich in der Flüssigkeit schwebend oder sinken zuletzt zu Boden.

Etwas besser charakterisiert als die erwähnten formlosen Zellhaufen sind die sogenannten Kahmhäute (fleur de vin), die sich auf der Oberfläche derjenigen Flüssigkeiten, in denen die Bakterien wachsen, bilden. Besonders bekannt ist z. B. die vom gewöhnlichen Heubacillus *Bacillus subtilis* gebildete Kahmhaut, wenn diese Art während einiger Tage in einem Heuinfus gezüchtet worden ist. Man findet alsdann auf der Oberfläche der Flüssigkeit eine mattgraue, runzelige Haut von recht zäher und fester Beschaffenheit. Unter dem Mikroskop zeigt sich dieselbe als aus fadenförmigen Zellreihen zu bestehen, die durch die klebrige Beschaffenheit der Zellwände (Kapseln) zusammenhaften.

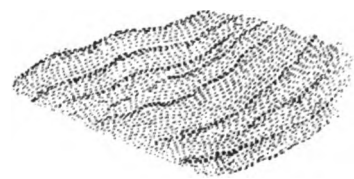


Fig. 79. *Bacillus subtilis* (Ehrenberg) Cohn, Heubacillus. Teil einer Kahmhaut, auf der Oberfläche eines Heuinfuses gebildet. (Nach Brefeld.)

Von andern bekannten, typisch kahmhautbildenden Bakterien mögen gewisse Essigsäurebakterien (*Bacterium aceti*, *Pasteurianum* etc.) genannt werden, übrigens ist aber die Kahmhautbildung eine sehr verbreitete und gewöhnliche

Digitized by Google

Wuchsform bei den Bakterien. Auch die feinen, irisierenden Häutchen, die oft an der Oberfläche von stagnierenden Gewässern, z. B. in Teichen und Pfützen sichtbar sind, sind Bakterien zuzuschreiben und gehören hierher.

Eine andere gewöhnliche Wuchsform ist die sogenannte

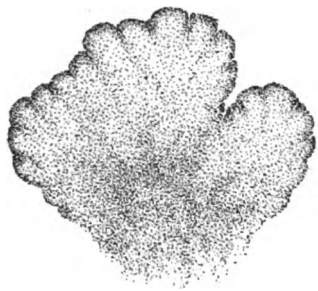


Fig. 80. „*Zoogloea ramigera.*" Teil einer gelappten Zoogloea (einer Wasserbakterie). Man sieht dass die Zellen in der gelappten Peripherie am dichtesten gelagert sind. 56:1. (Nach Alfr. Fischer.)

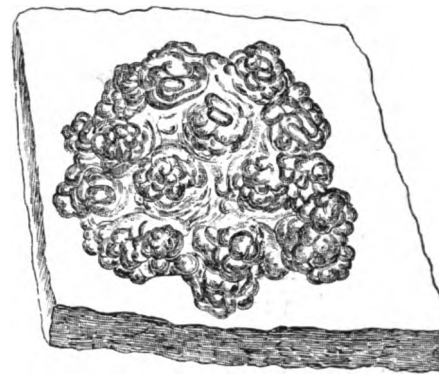


Fig. 81. *Bacillus Polymyxa* (Prazmowski), (*Clostridium Polymyxa* Prazmowski.) Faltige und krause Zoogloea, auf der Oberfläche einer Rübenscheibe gebildet. 4:5. (Nach Zopf.)

Zoogloea, die sich in ähnliche Gestalt bei mehreren niederen Algen (*Nostoc* u. a.) wiederfindet. Die Zoogloeen sind Gallertklumpen, die oft ganz charakteristische Formen und eine recht feste Konsistenz besitzen. Sie bestehen aus einer strukturlosen Gallertmasse, in der die Zellen zerstreut liegen, in der Regel gegen die festere Oberfläche am dichtesten, während das Innere der Zoogloea ärmer an Zellen und von lockerer Beschaffenheit ist. Die Formen sind rundlich oder mehr abgeflacht; die Oberfläche ist glatt oder hat Runzeln und Falten, die dadurch entstehen, dass die äussersten Zellen sich so lebhaft vermehren, dass auf der glatten Oberfläche kein Platz für sie bleibt. Diese legt sich daher in Falten, die mitunter so deutlich werden können, dass

Digitized by Google

der Umkreis der Zoogloea gelappt oder fingerförmig eingeschnitten wird (die *Zoogloea ramigera* der älteren Verfasser Fig. 80).

Die Zoogloeen können entweder von einer einzelnen Bakterienart erzeugt werden (homogene Zoogl.) oder dieselbe Zoogloea kann mehrere Arten enthalten (heterogene Z.). Wenn die Gallerthüllen, die die Zellen umgeben, zerfliessen oder gelöst werden, so werden diese frei, und die beweglichen Formen schwärmen davon.

In morphologischer Beziehung sind die Zoogloeen als Wuchsformen angesehen, bei denen die Kapselbildung der einzelnen Zellen so kolossal ist, dass die Gallerte der Kapsel die Zellen selbst an Mächtigkeit weit übertreffen; nach und nach werden die Grenzen zwischen den verschiedenen Kapseln vollständig verwischt, und die Gallertmasse, in der die Zellen gelagert sind, wird dann völlig strukturlos.

Als Beispiel einer typisch zoogloeenbildenden Art möge der schon mehrmals früher erwähnte *Streptococcus mesenterioïdes* genannt werden. Diese Bakterie war ehedem in den Zuckerfabriken allgemein gefürchtet; denn sie vermag in grossem Massstabe den Zuckersaft zu kolossalen schleimigen Zoogloeamassen umzubilden (die sogenannte Dextrangärung).[1]) Die Zoogloeabildung kommt indes nur auf zuckerhaltigem Substrat zu stande; wenn die Bakterie auf einem zuckerfreien Nährboden wächst, wird keine Zoogloea gebildet (vgl. Fig. 26).

Von anderen bekannten und charakteristischen Zoogloeenbildungen seien noch die sogenannten Kefirkörner erwähnt, die bei der Kefirgärung der Milch eine Rolle spielen (siehe hierüber später). Die Kefirkörner sind in trockenem Zustande klein, gelblich und spröde, durch Wasseraufnahme schwellen sie jedoch zu nussgrossen, festen und zähen Zoogloeamassen mit krauser und faltiger Oberfläche an. Sie bestehen aus zoogloeabildenden Milchsäurebakterien und einem

---

[1]) In den letzten Jahren scheint sie merkwürdig genug selten geworden zu sein, so dass sie jetzt gar keine praktische Rolle mehr spielt.

Digitized by Google

Hefepilz, durch deren Zusammenwirkung die eigentümliche Kefirgärung zu stande kommt.

Die Zoogloeabildungen können sowohl auf festem als auf flüssigem Substrat auftreten; im ganzen sind aber die Bedingungen, die die verschiedenen Arten, um in Zoogloeaform zu wachsen, fordern, nur wenig bekannt und untersucht.

Es scheint nicht, dass man der Zoogloea systematische Bedeutung beilegen kann, wie es die älteren Verfasser thaten [1]); dazu sind die Formen sowohl zu wenig charakteristisch als konstant; ebenfalls können zahlreiche sonst ganz verschiedene Bakterien je nach den Verhältnissen in ähnlich aussehenden Zoogloeaformen auftreten, und dieselbe Zoogloea kann mehrere Arten einschliessen.

Man wird leicht einsehen, dass zwischen den besprochenen makroskopischen Wuchsformen keine scharfe Trennung möglich ist: sie kommen sämtlich durch eine Verschleimung der äusseren Schichten der Zellwände, also durch eine Kapselbildung zu stande, und es ist die ungleiche Mächtigkeit und Festigkeit der Kapsel, die das mehr oder weniger eigentümliche äussere Aussehen der verschiedenen Wuchsformen bedingt.

Über die Verbindung der Bakterienzellen zu den erwähnten Wuchsformen gilt, dass sie stets von lockerer Beschaffenheit ist. Die Zellen gehen hier nie so innige Verbindungen ein wie bei den höheren Lebewesen, wo die einzelnen Zellen und Teile in der Ausübung verschiedener Funktionen spezialisiert und einem grösseren Ganzen eingeordnet werden. Im Gegenteil ist die Selbstständigkeit der einzelnen Zellen eine sehr grosse, und alle haben den gleichen Wert. Wir haben z. B. gesehen, dass kein Unterschied zwischen sporenbildenden und allein vegetierenden Zellen war, was einen sehr niedrigen Standpunkt bezeichnet. Die Zellverbände oder Wuchsformen der Bakterien lassen sich da-

---

[1]) So wurde die in Fig. 80 abgebildete Zoogloeaform als eine Bakterienart (*Zoogloea ramigera*) beschrieben, für welche diese Form ausschliesslich eigentümlich und konstant angenommen wurde.

Digitized by Google

her mit den Zellverbänden der höheren Lebewesen nicht parallelisieren, sondern sie sind blosse Haufen oder Aggregate von Individuen, deren jede für sich sämtliche Eigenschaften der Art in sich trägt. Damit fehlt eine der wesentlichsten Bedingungen für morphologische Differenziation, und wie wir gesehen haben, ist das Aussehen der Wuchsformen ja auch nur wenig eigentümlich und schlecht charakterisiert.

An diesem Ort mögen die sogenannten Myxobakterien kurz erörtert werden, eine höchst eigentümliche Gruppe von niedrig stehenden Organismen, über deren systematischen Platz gestritten worden ist, indem man dieselben ausser zu den Bakterien sowohl zu den Myxomyceten als zu gewissen Schimmelpilzen gerechnet hat. Nach den Untersuchungen des amerikanischen Forschers Thaxter, dem wir besonders unsere Kenntnis über diese Lebewesen verdanken, scheinen sie jedoch mit grösserem Recht zu den Bakterien gerechnet oder diesen nebengeordnet werden zu müssen.

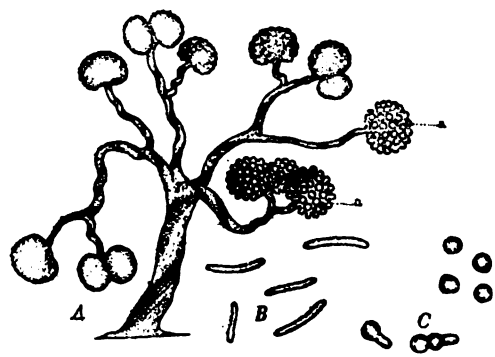


Fig. 82. **Myxobakterien.**
A *Chondromyces crocatus* (Berkeley et Curtis) Thaxter; B, C *Myxococcus coralloides* Thaxter.
A verzweigte Zoogloea mit kugeligen Anschwellungen an den Zweigspitzen; bei a sind dieselben in Begriff die gemeinsamen Hüllen zu bilden. B einzelne vegetative Zellen. C Sporen, unten in Bildung begriffen und oben reif. A ca. 75:1, B und C ca. 1400:1. (Nach Thaxter.)

Nach Thaxter sind die Myxobakterien als Bakterienzoogloeen aufzufassen, welche auf bestimmten Entwickelungsstufen, im Gegensatz zu denen der eigentlichen Bakterien, oft sehr charakteristische Formen besitzen, wodurch sie an gewisse sporentragende Pilze erinnern (bestimmte, eigentümliche Verzweigungen mit Achsen bis zur vierten Ordnung, siehe Fig. 82 A).

Digitized by Google

Die Zoogloeen der Myxobakterien weichen zu Anfang von denen der gewöhnlichen Bakterien nicht ab und bestehen wie diese aus einer Gallertmasse, in der zahlreiche stäbchenförmige, bewegliche Zellen eingelagert sind. Die Stäbchen vermehren sich durch Querteilungen und können wie die eigentlichen Bakterien auch Dauersporen bilden (Fig. 82 C).

Unter gewissen Bedingungen sammeln sich die Zellen an bestimmten Stellen in der Zoogloea und veranlassen hierdurch gewöhnlich kugelförmige Gebilde, deren jedes aus mehreren gemeinsamen Hüllen besteht, die eine grosse Anzahl von Zellen enthalten. Diese gemeinsamen Hüllen sind nach den Arten bald in der ursprünglichen Zoogloeamasse eingeschlossen, bald werden sie, wie die Sporangien, bei mehreren niederen Pilzen auf einzelnen oder verzweigten Stielen getragen, was die erwähnten charakteristischen und reich variierten Formen der vollentwickelten Zoogloeen bedingt. Die in den gemeinsamen Hüllen enthaltenen Zellen scheinen sich in einer Art Ruhezustand zu befinden; sobald aber die Bedingungen dafür vorhanden sind, werden die Hüllen gesprengt, und die Zellen wachsen wie früher unter Querteilungen weiter.

Wenn Thaxters Deutung der Myxobakterien als Bakterien sich als stichhaltig erweist, so werden wir hier ein interessantes Beispiel haben, wie solche niedrig stehende Organismen durch ihr Wachstum in Kolonieen eigentümliche und konstante Formen hervorbringen können. Übrigens ist dieses Thatsache unter den niederen Pflanzen nicht alleinstehend; so bilden manche Diatomeen charakteristisch verzweigte Schleimkolonieen, in denen die einzelnen Individuen, die durch die umgebenden Gallerten verbunden werden, jede für sich gleich grosse Selbständigkeit besitzen.

Einen grossen diagnostischen Wert besitzen die makroskopischen Wuchsformen der Bakterien auf bestimmten festen Nährböden von bekannter Beschaffenheit. Diese Haufen von selbständigen Zellindividuen werden gewöhnlich **Bakterienkolonieen** genannt.

Das Studium des Aussehens der Kolonieen als unterscheidende Merkmale für verschiedenen Bakterienarten, hat namentlich Bedeutung erhalten, nachdem R. Koch 1881 die Anwendung fester, starrwerdender Substrate (Gelatine, Agar-Agar, gewöhnlich mit Zusatz von verschiedenen Nähr-

Digitized by Google

flüssigkeiten, Blutserum u. s. w.) in die bakteriologische Technik einführte.

Wenn eine geringe Menge bakterienhaltigen Materials durch Umschütteln in die heisse, flüssige Nährgelatine aufgeschlemmt wird, und diese darauf bei einer tieferen Temperatur erstarrt, so werden die einzelnen Bakterienzellen gleichmässig in der Gelatine verteilt und jede an ihrem Platze festgehalten. Hierdurch wird es möglich, aus einem bunten Gemenge von Bakterien die verschiedenen Arten zu isolieren, indem einzelne mikroskopische kleine Zellen Ausgangspunkte werden für hervorspriessende, dem blossen Auge sichtbare Kolonieen, deren weitere Entwickelung jetzt verfolgt werden kann (Reinkulturen).

Nach der Art des Nährsubstrats und der Weise, auf welche die Bakterien ausgesäet wurden (Platten-, Stich-, Strichkulturen) ist das Aussehen der Kolonieen ein sehr verschiedenartiges, wenn aber dieselbe Art unter den gleichen Bedingungen gezüchtet wird, und ihre Kolonieen sich auf demselben Entwickelungsstadium befinden, so werden sie dasselbe Aussehen haben, das bei zahlreichen Arten in Bezug auf Form und Farbe, Einwirkung auf das Substrat u. s. w. sehr charakteristisch sein kann. Daher spielt das Aussehen der Kolonieen neben den aus physiologischen und biologischen Verhältnissen resultierenden Merkmalen auch eine sehr wichtige Rolle bei der Unterscheidung der einzelnen Arten, besonders wenn es sich darum handelt, zwischen gewissen bestimmten, die im gegebenen Falle gegenwärtig sein können, zu unterscheiden (Diagnose von bakteriellen Krankheiten u. s. w.).

Über das Aussehen und die übrigen Verhältnisse der Bakterienkolonieen möge teils auf die Besprechung der einzelnen Arten im speziellen Teil, teils auf die bakteriologischen Atlanten [1]) verwiesen werden.

---

[1]) Siehe z. B. Lehmann und Neumann: „Atlas und Grundriss der Bakteriologie.“ Teil I, Atlas, München 1899.

Digitized by Google

§ 7. Morphologische Variationen, Involutionsformen. Pleomorphie.

Zahlreiche, ja wohl die meisten Bakterien sind, wie andere Lebewesen, mehr oder weniger bedeutenden morphologischen Variationen unterworfen. Über den grössten Teil derselben gilt, dass man die Ursachen ihrer Entstehung nicht genau kennt oder studiert hat, sondern sich damit be-

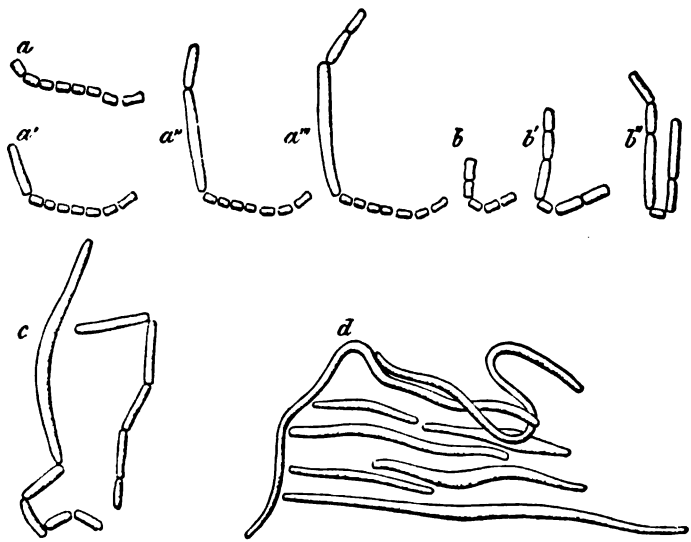


Fig. 83. *Bacterium Pasteurianum* E. Chr. Hansen, eine Essigsäurebakterie. Umbildung der Kettenform zur Fadenform bei ca. 40,5 °. a und b zeigen das normale Aussehen der Art beim Anfang des Versuchs (kurze Stäbchen in Kettenform) a ist eine Kette von acht Gliedern, a' dieselbe nach 6, a'' nach 10, a''' nach 20 Stunden. b ist eine Kette von 5 Gliedern b' nach 5 b'' nach 9 Stunden, c zeigt die Entwickelung nach 10, d nach 24 Stunden. 1000:1. (Nach E. Chr. Hansen.)

gnügt hat, dieselben als mehr oder weniger zufällige Phänomene zu erwähnen und beschreiben. Ganz natürlich traten diese Fragen in den Hintergrund gegen die in praktischer Hinsicht ungleich wichtigeren: die Variationen in Bezug auf

Digitized by Google

Gärungsvermögen bei den zymogenen und in der Virulenz bei den pathogenen Bakterien, die seit den grundlegenden Arbeiten Pasteurs über die Abschwächung der pathogenen

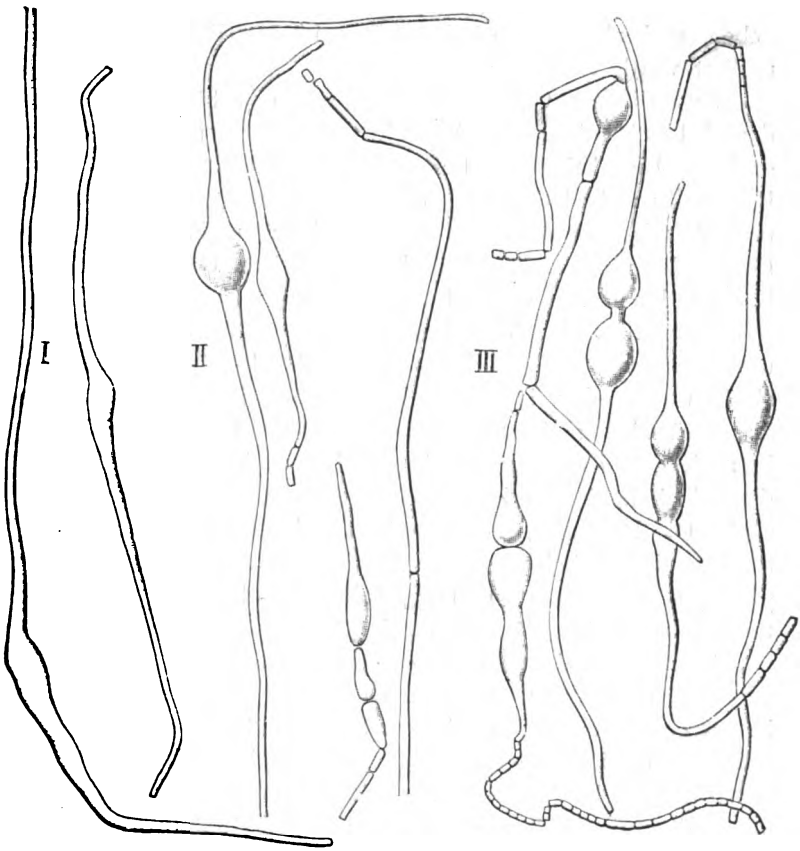


Fig. 84. *Bacterium Pasteurianum* E. Chr. Hansen, eine Essigsäurebakterie. Umbildung der Fadenform zu den angeschwollenen Formen und Ketten bei ca. 34°. I zeigt die Entwickelung nach 4, II nach 5, III nach 7 Stunden. 1000:1. (Nach E. Chr. Hansen.)

Eigenschaften der Hühnercholera und des Milzbrandes (durch Züchtung bei höheren Temperaturen und zugleich reichlichem Sauerstoffzufuhr) mit Eifer und Erfolg sowohl in

Digitized by Google

praktischer als in wissenschaftlicher Beziehung studiert worden sind.

So ist man bisher nur bei ganz wenigen Bakterien imstande, die Ursachen und Bedingungen für die Formvariationen anzugeben, und allgemein gültige Sätze können daher nicht formuliert werden.

Aus diesem Grunde werden wir uns hier wesentlich darauf beschränken, das Verhalten derselben im best untersuchten Einzelfalle zu besprechen, nämlich bei gewissen Essigsäurebakterien (*Bacterium aceti*, *Pasteurianum* und *Kützingianum*), deren eigentümliche und weitgehende Formänderungen durch die diesbezüglichen Untersuchungen E. Chr. Hansens genau bekannt sind.

Unter normalen Verhältnissen (bei günstigem Nährboden und Temperatur) treten die genannten drei Essigsäurebakterien als kurze 2—3 μ lange stäbchenförmige Zellen auf, die gewöhnlich in Ketten geordnet sind. Übrigens giebt es je nach den Arten vereinzelte geringere Verschiedenheiten, die jedoch in diesem Zusammenhange ohne grosse Bedeutung sind. Die Kettenform, die als die für die Arten normale anzusehen ist, behalten sie auch dann, wenn sie in einem günstigen Substrat (z. B. Doppelbier) und bei der Optimaltemperatur (34 °) gezüchtet werden, bei.

Werden sie dagegen auf eine Temperatur von 40—45,5 ° gebracht, so treten wesentliche Änderungen im Aussehen der Zellen ein, indem sich die kurzen Stäbchen bald zu strecken anfangen, oft indem sie sich gleichzeitig teilen. Nach Verlauf kürzerer oder längerer Zeit sind die Streckungen so weit geführt, dass die Zellen die Form von langen (bis mehrere Hundert μ) Fäden zeigen: Aus der Kettenform ist die Fadenform hervorgegangen.

Werden nun die Fadenvegetationen wieder auf 34° gebracht, so ändert sich das Bild wieder. Die langen Fäden nehmen sowohl an Länge als an Dicke zu und schwellen an mehreren oder wenigeren Stellen knotenförmig auf. Die geschwollenen Partieen können sehr verschiedene und

Digitized by Google

höchst eigenartige Formen aufweisen (von allmählich spindelförmigen zu birn- und eiförmigen) und bisweilen, jedoch seltener, verzweigen sich die Fäden verschiedentlich (bei *B. aceti* beobachtet, Fig. 85). Wird die Züchtung bei der tieferen günstigen Temperatur fortgesetzt, so bilden sich die geschwollenen Fäden allmählich zu der ursprünglichen Form, der Kettenform um, indem sich die Fäden in kurze, stäbchenförmige Zellen teilen: Die Fadenform ist mit den unregelmässig geschwollenen Formen als Zwischenglied zur Kettenform zurückgeführt.

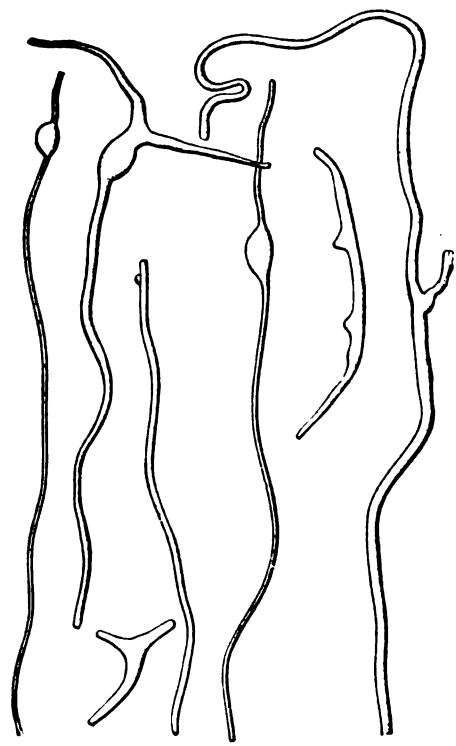


Fig. 85. *Bacterium aceti* (Kützing) Zopf, eine Essigsäurebakterie. Ungewöhnliche, z. T. zerzweigte Formen, von einer mehrtägigen Kultur bei 39—41°. 1000:1. (Nach E. Chr. Hansen.)

In dem geschilderten Falle sieht man also klar, teils den Verlauf der Formänderungen bei diesen Bakterien, teils die formgebenden Faktoren, nämlich die Temperaturen 34° und 40—40,5°, und man ist demnach im stande, zu jedem Zeitpunkt die beliebige Form hervorzurufen.

Ausser der Temperatur sind auch vereinzelte andere formgebende Faktoren studiert worden; beispielsweise weiss man, dass die Gegenwart gewisser bestimmten chemischen

Digitized by Google

Stoffe (Weinsäure, Karbolsäure, Salicylsäure, Naphthol u. s. w.) bedeutende Änderungen der normalen Form der Bakterien hervorrufen kann (Wasserzug, Charrin u. a.) und endlich scheint eine Kombination von mehreren Faktoren mitunter besonders wirksam zu sein. Wie erwähnt, liegen jedoch noch allzu wenige genaue Untersuchungen über diese Verhältnisse vor, als dass weitergehende Schlüsse gezogen werden können.

Wie die Formen der Bakterien sich von bestimmten äusseren Faktoren beeinflussen lassen, so ist dies auch bei der Sporenbildung der Fall und soweit bekannt, sind dieselben äusseren Faktoren auch hier wirksam, nämlich teils verschiedene chemische Stoffe (Antiseptika u. s. w.) teils hohe Temperaturen. So hat sich gezeigt, dass Zusatz von sowohl Kaliumbichromat als Karbolsäure zu Bouillonkulturen von Milzbrand nach Verlauf kürzerer oder längerer Zeit bewirkt, dass die Fähigkeit, Sporen zu bilden, gemindert wird und zuletzt gänzlich verloren geht, so dass die Bakterien selbst bei den günstigsten erprobten Bedingungen nicht wieder zur Sporenbildung gebracht werden können (Roux und Chamberland).

Auch eine längere Zeit dauernde Einwirkung von höheren Temperaturen (ca. 42 °) ist im stande, der Milzbrandbakterie die Fähigkeit der Sporenbildung zu berauben (Phisalix). Jedenfalls gelingt es durch kein bekanntes Mittel, die so gebildete asporogene Form zu der sporenbildenden zurzückzuführen. Doch mag hervorgehoben werden, dass diese Versuche wie andere ähnliche sich nur über so kurze Zeiträume erstreckt haben, dass durch dieselben noch nicht mit Sicherheit als festgestellt angesehen werden darf, ob die erworbene Asporogenität wirklich dauernd oder nur einer vorübergehenden allgemeinen Abschwächung zuzuschreiben ist.

Involutionsformen.

Unter Involutionsformen der Bakterien versteht man die eigentümlichen, oft höchst unregelmässigen und wenig konstanten Formen, unter denen zahlreiche Arten mitunter auftreten, und die von dem normalen Aussehen bedeutend abweichen. Sie zeigen sich besonders in künstlichen Kulturen und namentlich in solchen älteren, wo die Bakterien schlecht

Digitized by Google

gedeihen; übrigens wird man aber in fast jeder Kultur unter den zahllosen Individuen derselben vereinzelte finden können, deren Formen sich mehr oder weniger von den normalen der Art entfernen und sich den ausgeprägten Involutionsformen nähern.

Wie gesagt sind die Involutionsformen wenig konstant und am häufigsten ganz unregelmässig und barock; eigentümliche und oft auftretende Züge sind doch die mehr oder weniger ausgesprochenen Anschwellungen und Verzweigungen.

Über die mögliche Bedeutung der Rolle der Involutionsformen weiss man nichts Sicheres; in der Regel scheinen sie

Fig. 86. *Bacterium diphtheriae* (Löffler), Diphtherie. Unregelmässig geschwollene und verzweigte Formen. Ca. 200 : 1. (Nach Mikrophotographie von Bernheim und Folger.)

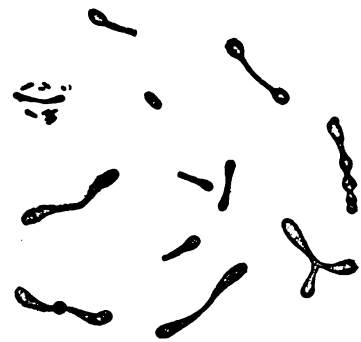


Fig. 87. *Bacterium tuberculosis* (R. Koch), Tuberkulose. Involutionsformen (Riesenformen, geschwollene und verzweigte Formen) von einer zweimonatlichen Kultur in Glycerinbouillon bei 37°. Ca. 500 : 1. (Nach Straus.)

jedoch als pathologische Zustände, Degenerations oder sogar Todesphänomene[1]) betrachtet werden zu müssen, dessen

[1]) Dass diese Erklärung jedoch nicht gemeingültig ist, wird aus E. Chr. Hansens obenerwähnten experimentellen Untersuchungen über die Formänderungen der Essigsäurebakterien ersichtlich, wo gezeigt wurde, dass die angeschwollenen Involutionsformen gerade hier auftreten, wenn sich die Zellen zu lebhaften Teilungen anschicken. Überhaupt darf man als wahrscheinlich

Digitized by Google

Ursachen in ungünstigen äusseren Umständen von wahrscheinlich sehr verschiedenartiger Natur zu suchen sind (schlechte Ernährungsverhältnisse, Anhäufung von den eigenen schädlichen Stoffwechselprodukten der Bakterien, ungünstigen Temperaturen, Giften u. s. w. u. s. w.).

Wenn die Involution nur einen gewissen geringen Grad erreicht hat, lässt sie sich mitunter redressieren, wenn die betreffenden Bakterien zu den günstigsten Lebensbedingungen wieder zurückgeführt werden[1]); dies ist aber bei den vollständig ausgebildeten Involutionsformen, wo die Zellen allmählich sterben und zerfallen, nicht mehr möglich.

Die verschiedenen Bakterien zeigen höchst ungleiche Neigung, Involutionsformen zu bilden, indem einige äusserst leicht, andere nur schwieriger zur Involution gebracht werden. Ersteres gilt namentlich in Bezug auf mehrere pathogene Bakterien, wenn sie ausserhalb der Körper ihrer Wirte auf künstlichem Nährboden gezüchtet werden, d. h. von parasitischer Lebweise zur saprophytischen gezwungen werden und so nicht länger die den Ansprüchen der Arten genau entsprechenden äusseren Verhältnisse vorfinden. Von wichtigeren Bakterien, die ausgeprägte Involutionsformen bilden, mögen hier beispielsweise folgende erwähnt werden: Cholera (unregelmässige geschwollene oder keulenförmige, bisweilen verzweigte Zellen sowie grössere oder kleinere kugelförmige Gebilde, Fig. 89 III und IV, Milzbrand (geschwollene, birn- oder kugelförmige Glieder, die besonders in Kartoffelkulturen entstehen), Diphtherie (Kolbenformen, bisweilen verzweigt, Fig. 86), Tuberkulose (Riesen- und Zwergformen, unregelmässig geschwollene und verzweigte Formen Fig. 87) u. v. a. [2])

---

annehmen, dass vielerlei in Wirklichkeit ungleichartiges und nicht zusammengehöriges zu den Involutionsformen gerechnet worden ist.

[1]) Vgl. die Rekonstruktion der Virulenz und der Gärungsfähigkeit bei geschwächten Laboratorienkulturen.

[2]) Das Vorkommen der verzweigten, oft geschwollenen Formen bei Diphtherie und Tuberkulose werden von einigen Forschern als Beweise dafür angesehen, dass diese in Wirklichkeit nicht Bakterien, sondern

Digitized by Google

Übrigens kennt man auch Involutionsformen bei einer grossen Anzahl von Arten ausserhalb der pathogenen Bakterien (z. B. mehrere der sogenannten phosphoreszierenden Bakterien, Essigsäurebakterien, siehe oben, *Bacillus subtilis*, *Megatherium*, *prodigiosus* u. s. w. u. s. w.

Als ein eigentümlicher Fall von Involution mag endlich die Bildung der sogenannten Bakteroïden bei den stickstoffbindenden Bakterien, die normal in den Wurzelknöllchen der Leguminosen und einiger anderer Pflanzen vorkommen, erwähnt werden. Aus den Fig. 88 abgebildeten Entwickelungsstadien sieht man, wie die gewöhnlichen stäbchenförmigen Zellen allmählich zu verzweigten Involutionsformen (Bakteroïden) umgebildet werden.[1])

Fig. 88. *Bacillus radicicola* Beijerinck, eine Knöllchenbakterie den Wurzelknöllchen der Wecke.
Man sieht die Entwickelung der stäbchenförmigen Bakterien (a) zu verzweigten Involutionsformen (Bakteroïden) in b, c und d. 700:1. (Nach Beijerinck.)

eher Verwandten von echten myzelbildenden Pilzen sind, und ihre gewöhnlichen, bakterienähnelnden Formen werden alsdann nur als unvollständige Entwickelungsglieder solcher Pilze aufgefasst. Ferner hat man wegen der Verzweigungen dieselbe mit anderen pathogenen Arten (Aktinomykose, Pseudotuberkulose, Farcin de boeuf u. a.) zu den sogenannten Strahlenpilze (Actinomycten, Streptotricheen, Nocardiaceen oder Oosporeen) gerechnet, einer eigentümlichen Gruppe von verzweigten Organismen. Inwiefern diese Ansichten sich stichhaltig erweisen werden, lässt sich gegenswärtig nicht entscheiden; bis auf weiteres mögen die verzweigten Formen der beiden erwähnten Arten doch am besten unter die Involutionsformen gebracht werden, namentlich da sie vorzugsweise oder allein unter ungünstigen Verhältnissen gebildet zu werden scheinen.

[1]) Über die näheren Umstände bei der Bildung der Bakteroïden wird auf § 1 des physiologischen Teils verwiesen.

Digitized by Google

Pleomorphie.

Unter pleomorphen oder vielgestaltigen Bakterien hat man solche verstanden, die ihr ganzes Leben hindurch nicht an eine und dieselbe Form gebunden sind, sondern die sich nach Umständen unter mehreren, mitunter weit verschiedenen Gestalten zu zeigen vermögen. Die Frage, inwiefern es wirklich solche pleomorphe Arten giebt, ist sehr umstritten gewesen und wurde im Laufe der Zeit verschieden beantwortet, von einigen bejahend, von anderen verneinend, was zum Teil damit in Verbindung steht, dass man nicht immer dem Begriff der Pleomorphie dieselbe Bedeutung beigelegt hat.

Eine eigentliche Pleomorphie wie diejenige, die wir bei mehreren Pilzen (besonders bei den Rostpilzen ausgeprägt[1]) treffen, und die dadurch eigentümlich ist, dass mehrere ganz verschiedene, morphologisch wohl charakterisierten und gleichwertigen Entwickelungskreise bei derselben Art während ihres normalen Lebensgangs durchlaufen werden, eine solche ist bis jetzt bei den Bakterien nicht mit Sicherheit bekannt. Wenn man früher, besonders unter den grossen fadenförmigen Bakterien der Gruppe *Trichobacterinae* dergleichen vielgestaltige Arten zu finden gemeint hat, so hat sich durch spätere Untersuchungen gezeigt, dass die diesbezüglichen Angaben entweder unrichtig oder doch ungenügend begründet waren, indem man nicht mit einwandsfreien Untersuchungsmethoden (Reinkulturen) gearbeitet hat.

Indes ist es ja, wie im Vorhergehenden gesagt wurde, unzweifelhaft, dass mehrere Bakterienarten sehr formvariabel sind, indem sich ihre normalen Formen oft in hohem Grade von den äusseren Umgebungen, unter denen sich die Bakterien befinden, beeinflussen lassen. Solche Arten, von denen die Fig. 89

[1]) Näheres über Pleomorphie siehe de Bary: Vergleichende Morphologie und Physiologie der Pilze. Leipzig 1884.

Digitized by Google

abgebildete Cholera ein typisches und oft erwähntes Beispiel ist, hat man daher auch pleomorph genannt, obgleich mit Unrecht, da das Verhältnis hier, wie wir sehen werden, mit der wirklichen Pleomorphie nichts zu thun hat.

Bei der Betrachtung der Fig. 89 wird man finden, dass die Cholerabakterie neben ihrer gewöhnlichen Gestalt, kurze und

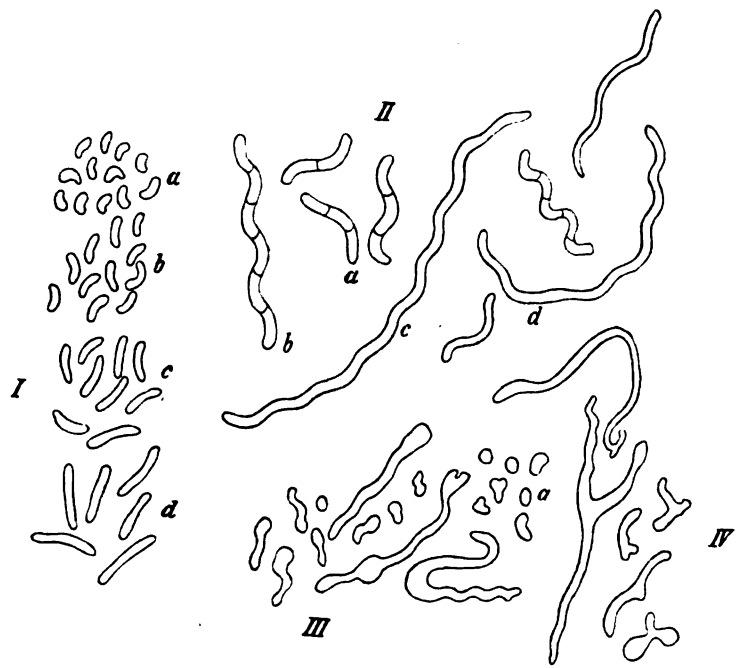


Fig. 89. *Microspira Comma* (R. Koch), Asiatische Cholera. Zeigt den Variabilitätskreis der Art. I einzelne Zellen verschiedener Form; II schraubige Zellverbände; III unverzweigte, IV verzweigte Involutionsformen. Ca. 1500:1. (Nach Migula.)

krumme Stäbchen (die Kommaform Ia und b) auch als längere fast gerade Stäbchen auftreten kann (Ic und d), als lange schraubig gewundene Zellverbände (II), als kurze, an Kugelform grenzende Zellen (IIIa) und endlich als ganz unregelmässige, geschwollene und verzweigte Involutionsformen (III, IV). Alle diese Formen zusammengenommen ergeben das, was man den Varia-

Digitized by Google

bilitätskreis[1]) der Art genannt hat. Das Vorkommen von sowohl schrauben- als stäbchen- und kugelförmigen Zellen innerhalb des Variabilitätskreises derselben Art hat veranlasst, dass man derselben Pleomorphie zuschrieb, und man findet öfters dergleichen Behauptungen, dass eine Schraubenbakterie unter ihrer Entwickelung sich zu einer Stäbchenbakterie, eine Stäbchenbakterie zu einer Kugelbakterie u. s. w. soll umbilden können. Dass mehrere Bakterienarten wie die Cholerabakterie einen weiten Variabilitätskreis besitzen, der zahlreiche Formen (vielleicht sogar solche, die sich allen drei Hauptformen der Bakterienzellen nähern) umschliesst, bedeutet aber nicht, dass sie pleomorph sind, denn die auftretenden Formen haben einen sehr ungleich grossen morphologischen Wert. Unter den zahlreichen Formen des Variabilitätskreises wird man demnach eine einzige als die typische bezeichnen können, um welche sich die Variationen gruppieren und die vorzugsweise dann vorhanden ist, wenn sich die Individuen unter den günstigsten (natürlichsten) äusseren Umständen befinden. Diese Form muss daher als die normale angesehen werden, durch welche die Art repräsentiert ist, während die übrigen mehr oder weniger abweichenden nur eine morphologische Bedeutung zweiten Ranges haben. Und obschon das Entgegengesetzte häufig behauptet wurde, so ist bis jetzt noch kein einwandsfreier Beweis dafür geliefert worden, dass irgend eine Bakterienart im Laufe ihrer normalen typischen Entwickelung unter mehr als einer der Hauptformen der Bakterienzellen auftritt, so dass sie mit Recht pleomorph genannt werden kann.

Als Hauptresultat des Angeführten muss also gesagt werden, dass eine wirkliche Pleomorphie bei den Bakterien noch nicht bekannt ist, weder bei den grossen Fadenbakterien noch bei den kleinen, eigentlichen Bakterien (Bakterien im engeren Sinne). Dass die Formen mehrerer Arten sehr variabel sind, ist dagegen eine andere Sache, die mit der Pleomorphie nichts zu thun hat, und wodurch die Bakterien übrigens nicht von vielen

---

[1]) Von dem Variabilitätskreise einer Art ist ihr Entwickelungskreis zu unterscheiden (Migula); unter dem letzteren versteht man die Summe der Formen, die bei dem normalen Entwicklungsgange der Individuen durchlaufen werden, bei den sporentragenden Arten so von Spore zu Spore (vgl. Fig. 60, wo ein Teil des Entwickelungskreises von *Bacillus subtilis* dargestellt ist). Diese beiden Begriffe sind öfters mit einander verwechselt worden, was noch zur Verwirrung der Frage über die Pleomorphie der Bakterien beigetragen hat.

Digitized by Google

anderen, sowohl niedriger als höher stehenden Lebewesen abweichen, bei denen der Begriff der Pleomorphie niemals angewandt wurde.

§. 8. Die verwandtschaftlichen Verhältnisse der Bakterien.

Das Bakteriensystem.

Wie früher erwähnt, sind die Bakterien die niedrigst stehenden d. h. die in morphologischer Beziehung am wenigsten differenzierten aller Lebewesen. Hieraus schon erklärt sich, dass eine Aufstellung eines natürlichen, auf wirkliche Verwandtschaft zwischen den Arten begründeten Systems notwendigerweise hier auf grössere Schwierigkeiten als anderswo stossen wird, indem die Bauverhältnisse bei den Bakterien so äusserst einfach und gleichartig sind, dass es an solchen Merkmalen gebricht, die teils zur Unterscheidung der einzelnen Arten dienen, teils den verwandtschaftlichen Verhältnissen unter denselben Ausdruck geben könnten. Während wir von der Systematik der höheren Organismen daran gewöhnt sind, so gut wie ausschliesslich morphologische und entwickelungsgeschichtliche Merkmale anzuwenden, so ist dies bei den Bakterien nicht länger möglich. Im Gegenteil müssen wir hier alle diejenigen Eigenschaften berücksichtigen, die wir bei den Arten zu erkennen im stande sind, sowohl morphologische als entwickelungsgeschichtliche als auch physiologische, und manche Arten sind eben durch ihre physiologischen Eigenschaften weit besser charakterisiert als durch ihre morphologischen Verhältnisse (spezifische Krankheits- und Gärungserreger, farbstoffbildende Bakterien, phosphoreszierende Bakterien u. s. w.[1]) Unsere Begründung des Artbegriffs ist daher in der Bakteriologie nicht immer dieselbe wie bei den höheren Organismen; denn während wir bei diesen mit

[1]) Siehe hierüber im physiologischen Teil.

Digitized by Google

morphologischen Arten rechnen, sind die Bakterienarten zum grossen Teil physiologische Arten.

Als eine allgemeine Regel mag festgestellt werden, dass grössere Verwandtschaftsbezirke (Familien und Gattungen) bei den Bakterien, wie anderswo, durch morphologische und entwickelungsgeschichtliche Merkmale abzugrenzen sind, während die Arten, die wir als die systematischen Einheiten ansehen, sich in der Regel am besten durch ihre physiologischen Verhältnisse bestimmen lassen.

Im folgenden werden wir, wesentlich nach Migula, eine kurze Übersicht über die versuchte Gruppierung der Bakterien in Familien und Gattungen (durch Anwendung von morphologischer und entwickelungsgeschichtlicher Verhältnisse) geben; über die Unterscheidung der einzelnen Arten verweisen wir auf den speziellen Teil.

I. **Haplobacterinae.** Eigentliche Bakterien, Bakterien im engeren Sinne.

Die Individuen sind einzellig, kugel-, stäbchen- oder schraubenförmig, vereinzelt oder zu Ketten und anderen Wuchsformen verbunden. Endosporenbildung bei mehreren Arten bekannt.

1. Familie **Coccaceae,** Kugelbakterien.

Die Zellen sind in freiem Zustande kugelig. Die Zellteilungen geschehen nach 1, 2 oder 3 Richtungen des Raumes. Vor der Teilung strecken sich die kugeligen Zellen nicht, sondern werden zu zwei Halbkugeln gespalten.

A. Zellen unbegeisselt.

a. Zellteilungen nach 1 Richtung des Raumes . **Streptococcus.**
b. Zellteilungen n. 2 Richtungen des Raumes . **Micrococcus.**
c. Zellteilungen n. 3 Richtungen des Raumes . **Sarcina.**

Digitized by Google

B. Zellen begeisselt.

a. Zellteilungen n. 1 Richtung des Raumes . **Planococcus.**
b. Zellteilungen n. 2 Richtungen des Raumes . **Planosarcina.**
c. Zellteilungen erst nach 3, später nur nach 2 Richtungen des Raumes . . . . . **Clathrococcus.**

2. Familie **Bacteriaceae,** Stäbchenbakterien.

Die Zellen sind cylindrisch, kürzer oder länger stäbchenförmig, gerade. Die Zellteilungen geschehen nur nach einer Richtung des Raumes. Vor der Teilung strecken sich die Zellen in einer senkrechten Richtung zu der später gebildeten Scheidewand. Endosporenbildung bei mehreren Arten bekannt.

A. Zellen unbegeisselt . . . . . **Bacterium.**

B. Zellen begeisselt

a. Geisseln diffus . . . . . **Bacillus.**
b. Geisseln polar . . . . . **Pseudomonas.**

3. Familie **Spirillaceae,** Schraubenbakterien.

Die Zellen sind cylindrisch, krumm (Teile einer Schraube). Die Zellteilungen geschehen nur nach einer Richtung des Raumes. Vor der Teilung strecken sich die Zellen in einer zu der später gebildeten Scheidewand senkrechten Richtung.

A. Zellen steif

a. Zellen monotrich . . . . . **Microspira.**
b. Zellen lophotrich . . . . . **Spirillum.**

B. Zellen flexil . . . . . **Spirochaete.**

II. **Trichobacterina,** Fadenbakterien, höher stehende Bakterien.

Die Individuen sind mehrzellig, unverzweigte oder verzweigte Fäden. Gonidienbildung bei den meisten bekannt. Endosporenbildung fehlt.

Digitized by Google

1. Familie **Chlamydobacteriaceae,** Scheidenbakterien.

Die Fäden sind unbeweglich, steif, in Gallerthüllen eingeschlossen. Gonidienbildung findet statt.

A. Fäden unverzweigt

a. Zellteilungen stets nur nach 1 Richtung des Raumes.

α. Zellen ohne Schwefelkörnchen . . . **Chlamydothrix.**

β. Zellen mit Schwefelkörnchen . . . . **Thiotrix.**

b. Zellteilungen geschehen vor der Gonidienbildung nach allen 3 Richtungen des Raumes . . . **Crenothrix.**

B. Fäden verzweigt . . . . . **Cladothrix.**

2. Familie **Beggiatoaceae.**

Fäden flexil, ohne Gallerthülle. Gonidienbildung fehlt. Zellen mit Schwefelkörnchen . . . . . **Beggiatoa.**

Über die Verwandtschaft der Bakterien mit andern Organismen weiss man nur wenig Sicheres.[1]) So viel scheint jedoch als feststehend, dass jedenfalls mehrere der höher stehenden Bakterien (aus der Gruppe Trichobacterinae) mit den niedrigsten Algen (den blaugrünen Algen, Cyanophyceen) verwandt sind und als deren farblose Parallelformen sie trotz einzelner Verschiedenheiten im inneren Bau anzusehen sind (vgl. z. B. die Figuren 90 und 50 sowie 91 und 13).

Dagegen ist es äusserst zweifelhaft, wo man die nächsten

[1]) Hier mag hervorgehoben werden, dass die Bakterien in dem Umfange, wie man gewöhnlich diese Gruppe fasst, in Wirklichkeit keine gleichartige systematische Abteilung zu sein scheint. So sind die beiden Hauptgruppen *Haplobacterinae* und *Trichobacterinae* sicher nicht nahe mit einander verwandt, und mehrere Formen der letzteren Gruppe werden eigentlich nur darum zu den Bakterien gerechnet, weil man sie nirgends besser unterzubringen weiss. Ebenfalls ist es zweifelhaft, ob die Schwefelbakterien mit den eigentlichen Bakterien verwandt sind, obgleich sie dieselben äusseren Formen zeigen.

Digitized by Google

Verwandten der eigentlichen Bakterien (der Gruppe Haplobacterinae) suchen soll. Man hat Verwandte zu finden gemeint unter so verschiedenen Organismengruppen wie beziehungsweise den Cyanophyceen, Flagellaten und gewissen Pilzen (z. B. namentlich unter den Hefepilzen); gerade dadurch aber lässt sich am besten die unsichere und hypothetische Natur dieser Frage zeigen, und in Wirklichkeit scheinen die Bakterien von allen diesen Lebewesen in so wesentlichen Ver-

Fig. 90. *Oscillatoria tenuis* Agardh, eine Cyanophycee. Vgl. Fig 50. 595:1. (Nach Gomont.)

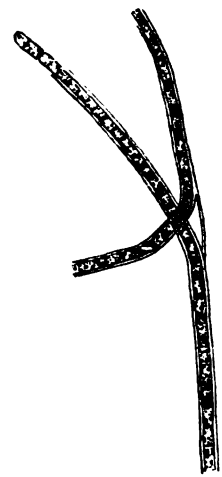


Fig. 91. *Plectonema Nostocorum* Bornet, eine Cyanophycee. Vgl. Fig. 13. 850:1. (Nach Gomont.)

hältnissen abzuweichen, dass eine nahe Verwandtschaft mit irgend einer derselben kaum zu vermuten ist. Wir können daher unseren jetzigen Standpunkt zu dieser Frage am besten dadurch ausdrücken, dass wir die echten Bakterien als eine besondere Gruppe von Mikroorganismen auffassen, unter denen sie wegen der geringen Differenziation ihres Baues den niedrigsten Platz einnehmen müssen.

Digitized by Google

Wir können hier nur eine kurze Darlegung der Ähnlichkeitspunkte, die man zwischen den Bakterien und anderen Organismen konstatiert zu haben meint, geben, indem wir gleichzeitig die trennenden Merkmale hervorheben.

1. Die Cyanophyceen. (Blaugrüne Algen.)

Bei den Cyanophyceen finden wir dieselben äusseren Zellformen wie bei den Bakterien wieder, sowohl Kugel- als Stäbchen- und Schraubenform. Ferner stimmen beide Gruppen

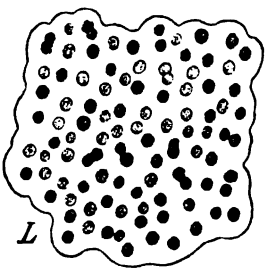


Fig. 92. *Aphanocapsa Castagnei* (Kützing) Rabenhorst, eine Cyanophycee. Man sieht die Umrisse der Gallertmasse, in der die Zellen gelagert sind. 575:1. (Nach Kirchner.)

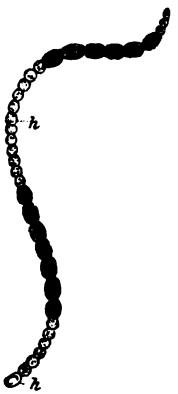


Fig. 93. *Anabaena variabilis* Kützing, eine Cyanophycee. Zwischen den kleineren vegetativen Zellen befinden sich gereihte Dauersporen (Arthrosporen) sowie Heterocysten (h) (Siehe p. 58—59). 450:1. (Nach Hansgirg.)

Fig. 94. *Spirulina subsalsa* Ørsted, eine Cyanophycee. 800:1. (Nach Gomont.)

darin überein, dass die einzelnen Zellen, hier wie dort, auf dieselbe Weise verbunden und gruppiert werden; so sind sämtliche Seite 5—15 beschriebenen Wuchsformen bei den Cyanophyceen vertreten. Die Zellteilungen scheinen in beiden Gruppen auf dieselbe Weise zu erfolgen, und bei denjenigen blaugrünen Algen, wo die einzelnen Zellen ein selbständiges Leben führen, werden die Wände nach der Teilung wie bei den Bakterien ge-

Digitized by Google

spalten (hierher der Name Schizophytae, Spaltpflanzen, als eine gemeinsame Bezeichnung für Cyanophyceen und Bakterien). Oft sind die Zellen in gallertartige Zoogloeamassen eingelagert (siehe Fig. 92), ein Verhältnis, das jedoch auch bei mehreren anderen niederen Gewächsen bekannt ist. Im inneren Bau der Zellen giebt es die negative Übereinstimmung, dass Zellkerne, so weit bekannt, fehlen.

Den erwähnten Ähnlichkeiten, die doch nur rein äusserlichere Natur sind, stehen mehrere wesentliche Verschiedenheiten

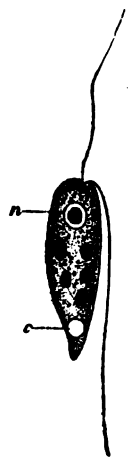


Fig. 95. *Dimorpha radiata* Klebs, ein Flagellat.
n der Zellkern, c die kontraktile Vakuole. Dem Vorderende der Zelle entspringen zwei Geisseln, von denen der eine vorwärts, der andere nach hinten gerichtet ist. 1400:1. (Nach Klebs.)

Fig. 96. *Mallomonas Ploesslii* Perty, ein Flagellat.
Individuum mit kugeliger Endocyste (Dauerspore). 1000:1. (Nach Klebs.)

gegenüber. Die bei den Bakterien allgemein verbreitete Endosporenbildung fehlt z. B. bei den Cyanophyceen völlig, indem die Sporen hier typische Arthrosporen sind (siehe p. 57—59). Ein sehr wichtiges unterscheidendes Merkmal ist die das ganze Leben hindurch dauernde Unbeweglichkeit der Cyanophyceen;[1]) denn Geisseln fehlen hier vollständig,[2]) während sie ja bei den Bakterien häufig vorkommen. Im inneren

[1]) Von den p. 41—42 erwähnten oscillierenden Bewegungen, die mit den durch Geisseln bewirkten Schwimmbewegungen der Bakterien nichts zu thun haben, wird hier abgesehen.

[2]) Die ganz vereinzelt vorliegenden Angaben über Geisseln bei Cyanophyceen (Hansgirg, Göbel) sind so isoliert und zweifelhaft, dass man sicher von denselben absehen kann. Höchstwahrscheinlich hat eine Verwechslung mit anderen Organismen stattgefunden.

Digitized by Google

Bau der Zellen scheint ein bedeutender Unterschied zwischen den beiden Gruppen zu sein, denn obgleich typische Zellkerne beiden zu fehlen scheinen, ist der Zellinhalt bei den Cyanophyceen doch schon mehr differenziert als bei den Bakterien, indem er in einen farbstoffführenden äusseren Teil (Chromatophor) und einen farblosen centralen Teil (den sogenannten Centralkörper) gesondert ist. Eine ähnliche Sonderung fehlt bei allen Bakterien, auch bei den echten chromophoren Bakterien (siehe p. 43—44), wo der in der Zelle enthaltene Farbstoff den ganzen Inhalt gleichmässig durchsetzt.

2. Die Flagellaten.

Bisweilen hat man Verwandtschaft zwischen den Bakterien und gewissen niederen Flagellaten, von denen eine Art in Fig. 95 abgebildet ist, zu finden gemeint. Wenn man diese Figur betrachtet, wird man sehen, dass dem einen Pol der Zelle zwei Geisseln, wie dies bei mehreren Bakterien der Fall ist, entspringen. Bei anderen Flagellaten ist die Zahl der Geisseln eine andere (1, 4 u. s. w.), doch aber bei jede Art konstant. Ein anderer Ähnlichkeitspunkt, der öfters als Beweis für eine Verwandtschaft zwischen Bakterien und Flagellaten hervorgehoben wurde, finden wir in der Bildung der sogenannten Endocysten, einer Art von Dauersporen, die vermeintlich den Endosporen der Bakterien entsprechen sollten. Die Bildung der Endocysten, die bis jetzt doch nur bei ganz wenigen Arten bekannt ist, geschieht, so viel man weiss, dadurch, dass sich ein grösserer Teil des Zellinhaltes kontrahiert und mit einer neuen Wand umgiebt (Fig. 96). Später werden die so gebildeten Endocysten durch die Auflösung der Wand der Mutterzelle und des zur Endocystenbildung unverbrauchten Plasmas frei, also auf ähnliche Weise, wie die Dauersporen der Bakterien.

Betrachten wir die Verschiedenheiten zwischen den Flagellaten und Bakterien, so werden wir finden, dass sie von wesentlicher Art sind. So haben die Flagellaten einen weit differenzierteren Zellbau, indem das Protoplasma hier typische Zellkerne und kontraktile (pulsierende) Vakuolen enthält, beide Umstände, die bei keiner Bakterie bekannt sind. Übrigens ist es auch zweifelhaft, ob sich die Flagellatengeisseln mit denen der Bakterien identifizieren lassen; jedenfalls ist ihr Bau bei vereinzelten Flagellaten sehr abweichend, indem sie hier mit dünnen haarförmigen Zweigen versehen sind. Endlich muss bemerkt werden, dass die Endocystbildung der Flagellaten noch zu ungenügend bekannt ist,

Digitized by Google

als dass aus einer vermeintlichen Ähnlichkeit auf wirkliche Identität mit den Dauersporen der Bakterien geschlossen werden darf.

3. Die Hefepilze, Saccharomyceten.

Dass die Sporen der Saccharomyceten auf ähnliche Weise wie die der Bakterien (endogen) gebildet werden (Fig. 98), wird von einigen Forschern als ein Beweis für Verwandtschaft zwischen

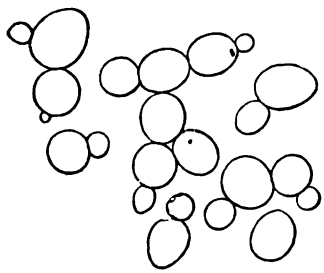


Fig. 97. *Saccharomyces cerevisiae I* E. Chr. Hansen, ein Bierhefepilz. Gruppe von sprossenden Zellen aus Bierwürzekultur. 1000:1. (Nach E. Chr. Hansen.)

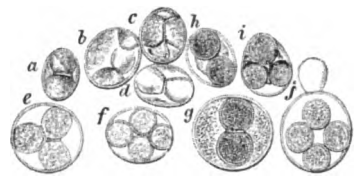


Fig. 98. *Saccharomyces cerevisiae I* E. Chr. Hansen, ein Bierhefepilz. Gruppe von sporenbildenden Zellen. 1000:1. (Nach E. Chr. Hansen.)

den beiden Gruppen angesehen. Freilich ist die Anzahl der Sporen in jeder Mutterzelle (Ascus) gewöhnlich grösser als bei den Bakterien, wo normal nur eine gebildet wird; mitunter sinkt jedoch die Zahl auf 2 oder 1 herab, und mehrere Bakterien bilden ja auch ausnahmsweise 2 Sporen in jeder Mutterzelle (p. 55—56 Fig. 64—65).

Abgesehen von der Sporenbildung findet sich bei den Saccharomyceten kaum ein Verhältnis, das eine Verwandtschaft mit den Bakterien andeuten könnte, weder im Bau der Zellen, die echte Kerne zu enthalten scheinen, noch in ihrer Vermehrungsweise. Dieselbe geschieht wesentlich durch Sprossung (Fig. 97), indem an einer oder mehreren Stellen der Zellwand kleine warzenförmige Aussackungen entstehen, die allmählich unter gleichzeitiger Aufnahme von Plasma von der Mutterzelle vergrössert werden. Zuletzt entsteht an der Verbindungsstelle mit derselben eine Scheidewand, die entweder sofort gespalten wird, wobei die Tochterzellen frei werden, oder unversehrt bleiben kann, so dass

Digitized by Google

die neugebildeten Zellen in kürzeren oder längeren Ketten, je nach der Geschwindigkeit der Sprossung, zusammenhängen.

Wir haben also gesehen, dass die Vermehrung der Zellen hier auf eine wesentlich andere Weise als bei den Bakterien geschieht, wo sie, wie früher erwähnt, mit der Bildung einer Zellwand, die später gespalten wird, eingeleitet wird.

Doch muss zuletzt eben erwähnt werden, dass bei Schizo-

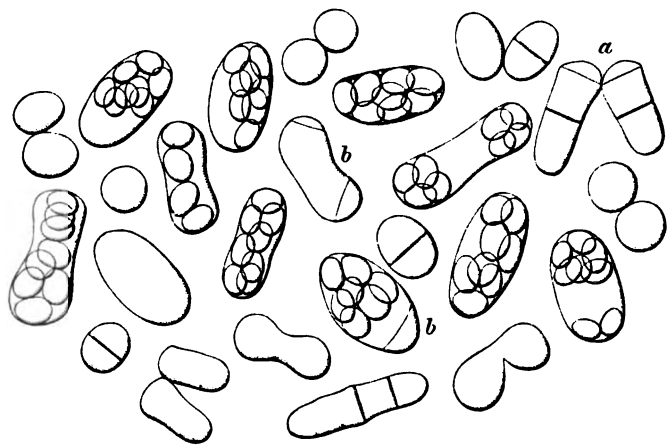


Fig. 99. *Schizosaccharomyces octosporus* Beijerinck. Individuen in Zellteilung und Sporenbildung von einer Bierwürze-Gelatine-Kultur. 1000:1. (Nach H. Schiönning.)

saccharomyces, einer eigentümlichen zu den Hefepilzen gerechneten Gattung, Zellteilungen derselben Beschaffenheit wie bei den Bakterien vorkommen (Fig. 99). In dieser Gattung hat man daher das verbindende Glied zwischen den Bakterien und den eigentlichen, typischen Saccharomyceten suchen wollen. Vorläufig scheint eine solche Betrachtung jedoch sehr hypothetisch zu sein.

Digitized by Google

ZWEITES KAPITEL.

PHYSIOLOGIE.

Nur als eine Wechselwirkung zwischen dem organisierten Stoff und der Welt ausserhalb desselben kennen wir das Leben. Die Organisation kann mehr oder weniger differenziert sein. Bei den Bakterien ist sie verhältnismässig einfach, indem wir uns hier nur mit einzelligen Wesen beschäftigen, von den Formen, wie sie in dem vorhergehenden Abschnitt beschrieben wurden. Innerhalb dieser einzelnen Zelle ist jedoch die Struktur des Stoffes sehr kompliziert und uns zum grössten Teil unbekannt. Dass die Struktur kompliziert ist, können wir aus den zahllosen Weisen schliessen, in welchen die Bakterienzelle auf die Umwelt reagiert: aus ihren verschiedenartigen und oft sehr augenfälligen Lebensäusserungen.

Wie diese Lebensäusserungen durch eine bestimmte Organisation der Zelle bedingt werden, so sind sie auch von bestimmten äusseren Verhältnissen abhängig. Die Bakterienzelle stellt bestimmte Forderungen an die Umwelt, um fungieren zu können. Nur innerhalb bestimmter quantitativer Grenzen gewisser Verhältnisse vermögen die Lebensprozesse überhaupt vor sich zu gehen, und innerhalb noch engerer Grenzen verlaufen sie normal. Werden die betreffenden Grenzen von unten gar nicht erreicht, oder werden sie überschritten, so kommen die Lebensäusserungen im ersteren Falle gar nicht zu stande, im letzteren werden sie geschwächt oder in einer

Digitized by Google

oder der anderen Beziehung abnorm oder sie hören ganz auf. So fordern die Bakterien gewisse Nährstoffe, eine gewisse Sauerstoffspannung, eine gewisse Temperatur und in einzelnen Fällen auch eine gewisse Lichtstärke, um ihr Leben zu führen, weil diese Faktoren notwendig sind, um die Lebensmaschinerie in Bewegung zu setzen und die Bewegung zu erhalten. Ist einer derselben nur ungenügend vorhanden, so kann der Organismus nicht auf die übrigen reagieren, das Leben stockt oder erlischt. — Allein selbst wenn die vom Organismus gestellten Ansprüche an und für sich erfüllt werden, können ein oder mehrere Umstände dem Zusammenspiel der Zelle und der Umwelt hinderlich sein. Wenn auch eine reichliche und passende Nahrung, eine günstige Temperatur und eine passende Sauerstoffspannung, zugleich aber irgend ein die Organisation der Zelle störender Giftstoff vorhanden ist, so kann die Zelle die sonst günstigen äusseren Verhältnisse nicht ausnutzen. Es fordert daher das Leben zugleich die Abwesenheit solcher Verhältnisse, welche die Wechselwirkung zwischen der lebenden Zelle und der Umwelt unmöglich macht.

In der Natur ist es indes selten, dass ein Organismus gerade die Verhältnisse findet, welche ihm in allen Beziehungen am meisten zusagen. Sein L o s ist hier oft schwierig, und auf mannigfache Weise muss er sich an das anpassen, oder wider das schützen, was einen schädigenden Einfluss auf ihn hat. Der Lebenslauf eines Organismus geht daher nicht regelrecht vor sich, sondern er variiert mit den umgebenden Faktoren. Beispielsweise geschieht das Wachstum und die Vermehrung einer Bakterie, wenn sonst alle anderen Verhältnisse gleich sind, mit verschiedener Geschwindigkeit bei verschiedenen Temperaturen innerhalb der Grenzen, wo Wachstum und Vermehrung überhaupt möglich sind, und Farbstoffbildung findet nur innerhalb noch engeren Grenzen statt. Ja, unter bestimmten äusseren Verhältnissen können ganz neue Rassen und Varietäten entstehen, deren morphologische und physiologische Eigentümlichkeiten zugleich von den der Stammform abweichen.

Digitized by Google

Wollen wir das Leben der Bakterien verstehen, so müssen wir also erst eine genaue Kenntnis ihrer Organisation, ihrer Lebensbedingungen sowie des durch die äusseren Verhältnisse bewirkten hemmenden oder modifizierenden Einflusses auf ihre Lebensführung haben. Es wird dies das ABC der Bakteriologie, die naturwissenschaftliche Grundlage sein, auf welcher diese Wissenschaft ruht, welche natürlich wieder gewisse botanische, physische und chemische Kenntnisse voraussetzen muss. Erst wenn dieses geläufig ist, werden wir die Reaktionen der Bakterien auf die Umwelt, ihre Lebensäusserungen verstehen, und wir können sie jetzt im Verhältnis zur leblosen Natur studieren, wo sie so zahlreiche augenfällige und oft technisch wichtige Umbildungsprozesse (Gärungen) hervorrufen, oder im Verhältnis zu anderen Lebewesen (Pflanzen, Tieren und namentlich den Menschen), wo sie oft ein schmarotzendes Dasein führen und durch Ausscheidung giftiger Stoffwechselprodukte Krankheit und Tod herbeiführen. Hierdurch werden wir teils zu der technischen Chemie und der Agrikulturchemie, teils zur Pathologie, d. h. zu der spezielleren Bakteriologie geleitet. Dergleichen Verhältnisse werden daher in gegenwärtiger Darstellung nur in aller Kürze erwähnt werden, indem wir hierüber auf die respektiven Handbücher verweisen müssen z. B. Lafar: Technische Mykologie I. Bd. 1897, Duclaux: Traité de microbiologie I., II., III. Bd. 1898, 1899, 1900, Flügge: Die Mikroorganismen 3. Ausg. 1896 Sundberg: Mikroorganismerna 1897 und J. R. Green: The soluble ferments and fermentations. Deutsche Übers. von Windisch 1901.

§ 1. Die Lebensansprüche.

1. Nährstoffe der Bakterien.

Unter den Lebensbedingungen der Bakterien nimmt selbstredend eine passende Nahrung den ersten Platz ein, hat ja

Digitized by Google

doch die Assimilation der Nahrung einen doppelten Zweck, 1. Baumaterial für das Wachstum und die Vermehrung der Zellen herbeizuschaffen und 2. die für diese Prozesse sowie für andere direkt oder indirekt in Verbindung mit dem Erhalten des Lebens stehende Funktionen notwendige Energie zu erzeugen.

Unter Nährstoffen im engeren Sinne versteht man die Elemente, welche für die normale Lebensweise des Organismus notwendig sind. Hiermit fallen diejenigen Stoffe nicht zusammen, welche durch eine chemische Analyse des Organismus selbst gefunden werden können, denn der Organismus nimmt unter Umständen Stoffe auf, die er streng genommen entbehren könnte. Es haben daher die bis jetzt ausgeführten Analysen der Bakterienkulturen (siehe p. 31) nur geringe Bedeutung für die Beantwortung der Frage von dem Nährstoffbedarf der Bakterien. Will man diese Fragen lösen, so muss man die Bakterien selbst fragen, indem man durch Kulturen derselben in bestimmten Nährstofflösungen untersucht, wann sie gedeihen und wann nicht.

Zahlreiche Versuche dieser Art sind bereits angestellt (ein wichtiges Glied der bakteriologischen Technik), aber nur wenige derselben haben die spezielleren Fragen beantwortet, teils weil man im allgemeinen die genaue Zusammensetzung der Nährstofflösungen nicht gekannt hat, teils weil es sich oft um so geringe Spuren eines Stoffes handelt, dass der Nachweis desselben durch die gewöhnlichen chemischen Reaktionen schwer fällt. Thatsächlich können gewisse Bakterien in mehrmals umdestilliertem Wasser ohne Zusatz eines Nährstoffs leben (und gedeihen), und Lösungen eines einzelnen Stoffes (z. B. Zucker) in destilliertem Wasser scheinen oft ein vorzüglicher Nährboden zu sein. Auf Grund dergleichen Versuche hat man (Claudio Fermi) sogar behauptet, Mikroorganismen kultiviert zu haben, welche aus Kohlenstoff, Sauerstoff und Wasserstoff allein (ohne Stickstoff!) bestanden. Man darf jedoch kein zu grosses Gewicht auf solche Angaben legen, da es mit den jetzigen Hilfsmitteln unmöglich ist, Wasser durch Destillation

Digitized by Google

von allen Einmischungen zu reinigen, wie auch das Wasser stets bei der Aufbewahrung durch gelöste minimale Mengen der Gefässwände verunreinigt wird und beim Umgiessen die feinen Partikel des Luftstaubes aufnimmt.[1])

Nach allen vorliegenden zuverlässigen Untersuchungen scheinen die Bakterien der Hauptsache nach dieselben Elemente zu fordern wie andere Lebewesen, nämlich Sauerstoff, Wasserstoff, Kohlenstoff, Stickstoff, Schwefel, Phosphor, (Chlor), (Natrium), Kalium, Calcium, Magnesium und Eisen. Chlor und Natrium sind gewiss in der Regel nicht gerade notwendig, aber sicher oft nützlich; manche (pathogene) Bakterien gedeihen jedenfalls oft auffallend gut, wenn ein (recht reichlicher) Zusatz von Chlornatrium zur Nährstofflösung gefügt wird. Möglicherweise kann Eisen entbehrt werden. — Diese Fragen sind aber aus den oben erwähnten Gründen schwierig zu entscheiden, da es sich um so minimale Stoffmengen handeln kann, dass man dieselben praktisch gar nicht nachweisen kann. Man braucht nur daran zu erinnern, dass Eisen für die Ernährung der meisten Tiere notwendig ist, obgleich es nie den Nahrungsmitteln direkt hinzugethan wird und in denselben in äusserst geringen Mengen vorkommt.

Eine andere Frage ist nun, in welchen chemischen Verbindungen die erwähnten Elemente benutzt werden können oder gefordert werden, d. i. welche Nährstoffe in weiterer Bedeutung für die Bakterien notwendig sind. Und hier scheinen die grössten individuellen Verschiedenheiten innerhalb dieser Gruppe zu herrschen. Einige Arten sind sehr genügsam und gedeihen in fast jeder Art von Nahrung, während andere ganz bestimmte Nährstoffe fordern. Ebenso sind sie in ver-

[1]) Gewöhnliches destilliertes Wasser, wie es in den Laboratorien verwendet wird, repräsentiert eine Lösung verschiedener Stoffe als Kohlensäure, Kieselsäure, Ammoniakverbindungen, Metallsalze u. s. w. in einer Konzentration von ca. 40 000 Litern d. h. ein Grammmolekule in 40 000 Liter gelöst. In der Regel enthält es auch zahlreiche Keime, die mit dem Luftstaube aufgenommen worden sind.

Digitized by Google

schiedenem Grade empfindlich für die chemische Reaktion der Nahrung und die Konzentrationsverhältnisse der verschiedenen Verbindungen, so dass das Allgemeine, was hierüber gesagt werden kann, oft durch Ausnahmen von der Regel beschränkt werden muss.

Was die chemische Reaktion des Substrates betrifft, so nehmen die Bakterien im allgemeinen eine Sonderstellung ein, anderen Pflanzen gegenüber. Diese, sowohl die höheren als die meisten Pilze, namentlich die Schimmelpilze, fordern nämlich entweder eine neutrale oder eine schwach saure Reaktion in ihren Nährstofflösungen, und eine geringe Menge Alkali wirkt höchst schädlich auf die Wurzeln der höheren Pflanzen. Die Bakterien dagegen, namentlich die pathogenen, bevorzugen in der Regel eine schwach alkalische oder doch neutrale Reaktion und sind äusserst empfindlich für geringe Säuremengen (z. B. für den sauren Magensaft!). Doch giebt es auch typische Ausnahmen wie die meisten Milchsäure- und Essigsäurebakterien und andere, welche durch ihre Lebenswirksamkeit eben freie organische Säuren bilden. Während jedoch die Wirksamkeit der meisten Milchsäurebakterien aufhört, bevor 0,2 % Säure gebildet ist, wachsen die Essigsäurebakterien erst recht bei 1—2 % Säure. Allein bei höheren Säurengraden bilden sie Involutionsformen (p. 71 ff.), und ihr Wachstum hört bald auf.

Ein Faktor von ausserordentlich grosser Bedeutung ist die Konzentration, in welcher die Nährstoffe geboten werden. Wir sahen, dass einige Bakterien sogar in dem sorgfältigst destillierten Wasser gedeihen konnten, und mehrere, sonst starke Gifte wie Karbolsäure können in starker Verdünnung als Kohlenstoffnahrung dienen. Andererseits können freilich z. B. Essigsäurebakterien in bis 14 % starkem Alkohol fortkommen, eine Konzentration, welche die Entwickelung fast aller anderen Bakterien zum Aufhören bringt. Während mittelstarke Zuckerlösung (5—10 %) in der Regel einen vorzüglichen Nährboden darbietet, können starke Konzentrationen (ca. 50 %) in hohem Grade antiseptisch sein (die Haltbarkeit

Digitized by Google

der Blutmelasse beruht zum Teil hierauf), und mit Kochsalzlösungen (Salzlauge) verhält es sich ähnlich. Obgleich also auch hier viele individuelle Verschiedenheiten obwalten, sind die hohen Konzentrationen doch in der Regel schädlich, selbst von solchen Stoffe, die vielleicht sonst gute Nährstoffe sind. Die Schädlichkeit beruht alsdann nicht auf an und für sich giftigen Eigenschaften, sondern darauf, dass die hohen Konzentrationen stark wassersaugend wirken; die Bakterienzelle wird dadurch plasmolysiert und die Lebenswirksamkeit herabgesetzt (siehe p. 17 ff.).

Überhaupt muss man bedenken, dass die Nährstoffe nur in gelöster Form aufgenommen werden, und dass die Bakterien hauptsächlich Organismen sind, die nur in flüssigen Medien vorkommen. (Hiermit steht auch ihr grosser Wassergehalt, ca. 85 %, im Zusammenhang.) Wo ihnen die Nahrung nur in fester Form geboten wird, müssen sie selbst diese auf irgend eine Weise in Lösung bringen, und zwar in solchen Verbindungen, welche durch die Zellwand diosmieren können. Dies können bekanntlich nicht alle an und für sich lösbaren Stoffe. Die eigentlichen Albuminstoffe müssen z. B. erst zu Peptonen u. dgl. und Poly- und Disacchariden (Dextrin, Rohrzucker u. a.) zu Monosacchariden (Traubenzucker) umgebildet werden. Solche Lösungs- und Umbildungsprozesse bewirken nun die Bakterien durch lösliche Fermente, Enzyme, welche sie ausscheiden und deren Wirkungen gewöhnlich gerade in der Spaltung hoch zusammengesetzter organischer Stoffe unter Wasseraufnahme bestehen (hydrolytische Prozesse, siehe später § 3, 5, B).

Man wird hieraus ersehen, welche eminente Rolle das **Wasser** spielt, nicht nur weil es die beiden wichtigen Elemente **Sauerstoff**[1]) und **Wasserstoff** liefert, welche als Nährstoffe notwendig sind und die freilich auch mit fast allen übrigen Nährstoffen folgen, sondern weil es auch selbst

[1]) Über die Rolle des Sauerstoffs wird später (§ 1. 2. A) ausführlich die Rede sein.

Digitized by Google

als solcher benutzt wird. Das lebende Protoplasma enthält ja in der Regel ca. 80—90 % Wasser, und seine Vitalität ist in allerhöchstem Grade vom Wassergehalt abhängig. Wenn man ausserdem noch bedenkt, dass das Wasser Lösungsmittel für alle übrigen Nährstoffe und für die Konzentrationen, in denen sie assimiliert werden, bestimmend ist, so muss es entschieden in die erste Reihe unter den Nährstoffen der Bakterien gestellt werden. (Über den Einfluss der Vertrocknung auf das Leben der Bakterien, siehe § 2, 1.)

In den gebräuchlichsten Kulturflüssigkeiten als Fleischwasser, Bouillon, Milch, Serum, Rosinendekokt u. s. w. finden sich alle gewöhnlicheren Nährstoffe in einem für die meisten Bakterien passenden Mengenverhältnis, und man kümmert sich deshalb in der Regel nicht darum, welche Stoffe in diesen natürlichen Substraten enthalten sind, wenn nur die Bakterien gut gedeihen. Anders ist es, wenn man Nährböden von bekannter Zusammensetzung herstellt, wenn man z. B. den Nährwert bestimmter Stoffe untersuchen will. Man darf alsdann den Zusatz aller unentbehrlichen mineralischen Nährstoffe, d. h. solche, welche die p. 103 erwähnten und in der notwendigen organischen Nahrung nicht befindlichen Elemente enthalten, nicht vergessen. Es handelt sich hier im allgemeinen nur um geringe Quantitäten, 1—2 pro Mille, wenn aber ein Element ganz fehlt, werden auch die übrigen nutzlos sein. Folgende Nährstofflösung wird den meisten Bakterien den nötigen Bedarf von Mineralstoffen liefern:

In einem Liter Wasser (neben kohlenstoff- und stickstoffhaltigen Substanzen)

0,1 gr. Dikaliumphosphat (K_2HPO_4)
0,2 „ Magnesiumsulfat ($MgSO_4$)
0,1 „ Chlorcalcium ($CaCl_2$)

Pathogene Bakterien lieben ausserdem einen Zusatz von Chlornatrium, ohne dass dieser Stoff wohl eine bedeutendere Rolle als Nährstoff spielt. Eine direkte Zugabe von Eisen

Digitized by Google

ist dagegen nicht notwendig, da immer genügende Mengen dieser Substanz als Beimischung in den benutzten Chemikalien oder im Wasser vorhanden sind.

In einer solchen Nährstofflösung werden wir dann die früher erwähnten Elemente finden, welche Rolle die einzelnen spielen, wissen wir aber nicht immer. Während die Notwendigkeit von Sauerstoff, Wasserstoff, Kohlenstoff, Stickstoff, Schwefel und z. T. Phosphor unmittelbar einleuchtend sein wird, weil sie in die Moleküle der Eiweissstoffe eingehen, die ein konstituierender Bestandteil von allem Protoplasma, vom Begriff „Zelle" überhaupt zu sein scheinen, ist uns die Bedeutung der übrigen Elemente weniger verständlich. Möglicherweise bilden auch diese mit den Eiweissstoffen des Protoplasmas solche Verbindungen, welcher der Zelle die Verrichtung ihrer verschiedenen Lebensfunktionen ermöglichen, oder sie spielen eine selbständigere Rolle bei der Herstellung osmotischer Zustände in der Zelle u. dgl. Auffallend ist die grosse Menge von Phosphorsäure, die immer in Bakterienasche gefunden wird. In der p. 31 erwähnten 13,5 % Asche (der Trockensubstanz), welche Kappes durch eine Analyse von *Bacillus prodigiosus*, fand, war 5,1 % Phosphorsäure. Dies deutet auf das Vorkommen von Nukleïnen in der lebenden Zelle und stimmt mit der Erfahrung, dass Phosphorsäure zu den Stoffen gehört, die am wenigsten in den Nährstofflösungen entbehrt werden können. Für die meisten Pigmentbakterien scheinen Phosphorsäure und Magnesium eine grosse Rolle bei der Farbstoffbildung zu spielen (siehe § 3, 5 A). — Von Calcium wird angegeben, dass es in gewissen Fällen entbehrt werden kann, selbst ohne Substitution eines anderen Erdalkalimetalles. Über diesen Punkt ist man jedoch nicht endgültig einig geworden, und möglicherweise stellen die verschiedenen Bakterien in dieser Beziehung verschiedene Ansprüche. — Nur über die besondere Rolle des Schwefels und des Eisens bei den sogenannten Schwefel- und Eisenbakterien wissen wir etwas näheres, doch soll über diesen

Digitized by Google

Punkt sowie über das Verhalten der Nitrobakterien gegen anorganische Verbindungen erst später verhandelt werden.

Nächst Sauerstoff und Wasserstoff (als Wasser) fordern die Organismen im allgemeinen **Kohlenstoff** in grösster Menge, einerseits weil dieses Element ihr wichtigstes energieproduzierendes Material ist und andererseits, weil es als Bestandteil aller sogenannten organischen Stoffe ganz besonders als Baumaterial verwendet wird. Die chlorophyllhaltigen Pflanzen verschaffen sich diesen wichtigen Nährstoff vorwiegend durch die Assimilation der Kohlensäure der atmosphärischen Luft, indem das Sonnenlicht ihnen die hierzu notwendige Energie liefert, während die chlorophyllfreien Pflanzen und die Tiere — in der Regel — nur organische Kohlenstoffnahrung benutzen können. Dieses gilt auch für die grosse Schar der Bakterien, allein in den letzten Jahren haben wir unter ihnen merkwürdige Ausnahmen gefunden, welche diese Regel durchbrechen und also einen alten Grundsatz der dozierenden Physiologie erschüttert haben. Wir stehen denn auch hier einigen der interessantesten Resultaten gegenüber, welche die moderne physiologische Forschung durch das Studium der Bakterien erreicht hat.

Zunächst will es scheinen, dass der Kohlenstoff für vereinzelte Bakterien ein ganz untergeordneter Nährstoff sei. Die sogenannten Schwefelbakterien (siehe später) begnügen sich nämlich mit ganz minimalen Mengen organischer Kohlenstoffnahrung, obendrein mit sonst so schlechten Verbindungen wie ameisen- und propionsauren Salzen, während sie dagegen nicht gedeihen wollen, wenn der anorganische Stoff, Schwefelwasserstoff, welchen sie assimilieren und oxydieren, in ihrer Umgebung fehlt. Wahrscheinlich fordern sie jedoch so viel Kohlenstoff, als für die Bildung von Protoplasma und Zellwänden als Baumaterial notwendig ist, aber die gewöhnliche Rolle des Kohlenstoffs: durch die Spaltungen und Oxydationen seiner Verbindungen während des Stoffwechsels den Lebensfunktionen der Zelle Energie zuzuführen, diese scheint hier der Schwefel völlig übernommen

Digitized by Google

zu haben, indem die erwähnten Bakterien gerade Schwefelwasserstoff assimilieren und zu Schwefel und Schwefelsäure oxydieren.

Eine andere Bakteriengruppe, die Salpeter- oder Nitrobakterien, verschmähen organischen Kohlenstoff ganz, ja können ihn sogar in Nährstofflösungen kaum vertragen; da sie aber trotzdem den Kohlenstoff selbst offenbar nicht entbehren können, verschaffen sie sich denselben, indem sie ihn in anorganischer Form aus der Kohlensäure assimilieren. Und diese Assimilation geschieht ohne Farbstoff und ohne Hülfe des Lichts durch die bei der Oxydation von anorganischen Stoffen erworbene Energie. Vielleicht kommt diese Fähigkeit in geringem Masse auch den oben erwähnten Schwefelbakterien und den sogenannten Eisenbakterien zu; zur Zeit ist aber diese Sache nur für die Nitrobakterien festgestellt worden. Dieselben kommen in kultivierter Erde als zwei physiologische Gruppen allgemein verbreitet vor, von denen die eine, die Nitritbakterien (Fig. 100), sich durch die Fähigkeit auszeichnen, Ammoniaksalze zu Nitriten zu oxydieren, während die andere, die Nitratbakterien, die Nitrite weiter in Nitrate überführen. Und zwar ist es eben die bei diesen Oxydationsprozessen entbundene Energie, welche sie zur Kohlensäureassimilation benutzen. Winogradsky, der dies zuerst bemerkte, meinte anfangs, dass die assimilierte Kohlensäure die in den Karbonaten, namentlich im $CaCO_3$, gebundene sei, aber Godlewsky zeigte bald darauf, dass die Assimilation nicht stattfand, wenn durch Kalihydrat der Zutritt der freien Kohlensäure der Atmosphäre verhindert wurde; und spätere Versuche von Winogradsky und Omeliansky (1899) bestätigen dieses Resultat; doch war immer noch aus anderen (vorläufig unbekannten) Gründen ein Karbonat in der Nährstofflösung notwendig. Die Kultur dieser Bakterien gelingt am

Fig. 100. *Pseudomonas javanensis* (Winogradsky), eine **Nitritbakterie** von Java. 1000:1. (Nach Winogradsky.)

Digitized by Google

besten auf rein anorganischen Kieselsäuregallerten; die Nitritbakterien liessen sich bisher gar nicht auf Substrat mit organischen Stoffen kultivieren, dagegen ist es in den letzter Jahren gelungen, Nitratbakterien auf einem Nitrit-Agar mit 1 1/2 % Agar zu züchten (Beijerinck, Stutzer).[1])

Endlich könnten vielleicht die roten Schwefelbakterien, die Purpurschwefelbakterien (siehe p. 43—44), durch ihren besonderen Farbstoff, das Bakteriopurpurin, und durch das Licht die Kohlensäure assimilieren. Erweist sich dieses als richtig, so ist damit eine wichtige Entdeckung gemacht worden,

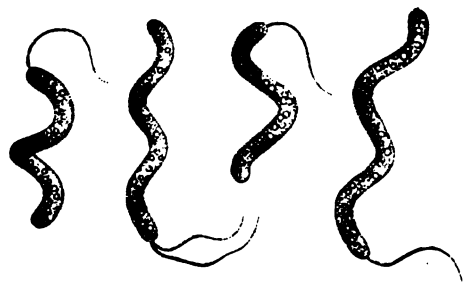


Fig. 101. *Spirillum sanguineum* (Ehrenberg) Cohn eine **Purpurschwefelbakterie** 600:1. (Nach Warming.)

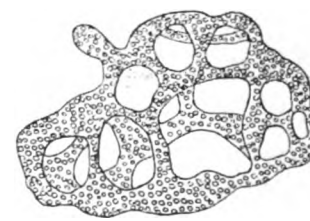


Fig. 102. *Clathrococcus roseo-persicinus* (Cohn) eine **Purpurschwefelbakterie** 250:1. (Nach Zopf.)

da man sonst keine sichere Kohlensäureassimilation durch andere Farbstoffe als durch Chorophyll kennt. Die diesbezüglichen Angaben, die wir Engelmann verdanken, dürfen wir aber nicht als endgültig festgestellt betrachten, so lange sie nicht von anderen bestätigt und z. T. von Winogradsky verneint werden. Engelmann meint, Sauerstoffausscheidung im Licht bei diesen Bakterien durch folgenden Versuch nachgewiessen zu haben. In einem Wassertropfen legte er ein Häutchen einer Purpurbakterie von ca. 2 Quadratmillimeter Grösse, welche sich in einem zoogloeaartigen Ruhezustande befand. In demselben Tropfen befanden sich mehrere entschieden aërobe

[1]) In neuester Zeit ist es doch Stutzer gelungen auch die Nitritbakterien auf Agar zu züchten.

Digitized by Google

(siehe später), bewegliche Mikroorganismen wie *Spirillum undula* und *tenue* u. a. Über den Tropfen wurde ein Deckgläschen gelegt, dessen Ränder mit Vaseline zugekittet wurden, so dass die Luft von aussen keinen Zutritt hatte. Der Sauerstoff des Wassertropfens war bald verbraucht, und die Spirillen stellten alsdann ihre Bewegungen ein. Wurde das Präparat dunkel gehalten, verblieben sie ruhig, sobald es aber beleuchtet wurde, gerieten sie wieder in lebhafte Bewegung und näherten sich dem Purpurbakterien-Häutchen, das im Licht den Sauerstoff ausschied, welcher die Bakterien anzog. Eine wiederholte Verdunkelung brachte bald wieder Ruhe, wenn der entwickelte Sauerstoff verbraucht war. Wurde das Häutchen durch gebrochenes Licht, durch ein Spektrum beleuchtet, so sammelten sich die Bakterien besonders in dem am stärksten vom Bakteriopurpurin absorbierten, ultraroten Teil d. h. in dem ausserhalb des sichtbaren Rotes befindlichen Teil des Spektrums. Die aëroben selbstbeweglichen Bakterien suchen immer solche Stellen auf, wo eine für sie passende Sauerstoffspannung (siehe später) herrscht, so dass man in ihren Bewegungen eine feine Reaktion auf Sauerstoff hat; und die Sauerstoff-Ausscheidung ist ein Kriterium der KohlensäureAssimilation. Es liegt also hier eine grosse Wahrscheinlichkeit vor, dass wirklich Kohlensäure-Assimilation stattgefunden hat, und zwar sowohl durch einen anderen Farbstoff als auch durch andere Lichtstrahlen als diejenigen, die nach unserem bisherigen Wissen bei der Zersetzung der Kohlensäure thätig sind.

Die von Engelmann, van Tieghem und Ewart beschriebenen grünen Bakterien, bei denen man auch eine Sauerstoff-Ausscheidung im Licht nachgewiesen zu haben glaubt, assimilieren wahrscheinlich die Kohlensäure vermittelst Chlorophyll oder eines chlorophyllähnlichen Farbstoffes.

Diejenigen Organismen, welche unabhängig von allen anderen sich alle ihre Lebensbedürfnisse — und dies gilt besonders ihrer Kohlenstoffnahrung — verschaffen können, hat man die autotrophen oder die prototrophen genannt, im Gegensatz zu den übrigen, den heterotrophen (Pfeffer).

Digitized by Google

Die ersteren vermögen organischen Stoff aus rein anorganischem Material zu bilden, z. B. Kohlehydrate aus Kohlensäure und Wasser, die letzteren müssen immer von den durch die ersteren gebildeten Stoffe leben. Früher sah man als autotrophe Organismen nur die chlorophyllhaltigen Pflanzen an, weil sie durch ihren grünen Farbstoff im Licht die Kohlensäure erwerben und ausnutzen konnten, während die chlorophyllfreien Pflanzen und die Tiere auf Kohlenstoff in organischen Verbindungen angewiesen waren. Wenn man die Abstammungslehre mit Entwickelung von einer einzigen Stammform annahm, müsste dieselbe auch eine chlorophyll- oder phycochromhaltige Pflanze, wahrscheinlich eine kleine Grünalge oder eine Cyanophycee, gewesen sein. Jetzt haben wir in denjenigen Bakterien, die auch ausschliesslich von anorganischen Körpern leben können, eine neue physiologische, den grünen Pflanzen beigeordnete Organismengruppe gefunden. Praktisch wie theoretisch nehmen diese Lebewesen das grösste Interesse in Anspruch, denn sie greifen einerseits auf eine neue Weise in den Kreislauf des Kohlenstoffes ein und haben andererseits durch ihre sonderbare Anwendung von anderen Energieformen als das Licht eine ganz andere Art und Weise das Leben zu führen offenbart. Daher scheint es jetzt auch wahrscheinlicher, dass wir unter diesen oder ähnlichen Formen den Urtypus der Organismen zu suchen haben.

Indes ist bei weitem die Hauptanzahl der Bakterien, die heterotrophen, darauf angewiesen, ihre Kohlenstoffnahrung in organischen Verbindungen zu suchen. Dies ist der Fall sowohl bei den sogenannten saprophytischen als bei den parasitischen Bakterien, von denen die ersteren im allgemeinen frei in der Natur auf leblosem Substrat, die letzteren schmarotzend in anderen Organismen leben. Übrigens giebt es, was die Nahrung betrifft, keinen wesentlichen Unterschied zwischen diesen beiden Gruppen; nur sind die Schmarotzer etwas kritischer in der Wahl der Nährstoffe, oder sie stellen bestimmte Ansprüche an die Temperatur, so dass sie aus diesem Grunde im Freien nicht gedeihen können. Es ist jedoch gelungen, die allermeisten auf leblosem Substrat, ausserhalb des Wirtes

Digitized by Google

(also als Saprophyten), bei Anwendung einer passenden hohen Temperatur zu züchten, wie auch manche saprophytischen Formen gelegentlich als Parasiten im lebenden Organismus auftreten können (Milzbrand-, Tetanus-, Typhusbakterien u. s. w.).

Die saprophytischen Bakterien können wir in der freien Natur auf so gut wie jedem organischen Nährboden antreffen. In dieser Beziehung zeigen sie eine Anpassungstähigkeit, die grösser ist als bei irgend einer anderen Pflanzengruppe, und eben hierdurch spielen sie ihre ungeheuer wichtige Rolle im Haushalte der Natur, indem sie den ewigen Kreislauf des Kohlenstoffs aufrecht erhalten. Zwar verhält sich die Sache nicht so einfach, dass jede Art mit allerlei kohlenstoffhaltigen Körpern fürlieb nimmt. Einige sind im Gegenteil recht wählerisch und fordern besondere oder gar einen bestimmten Stoff wie Zucker, Glycerin oder Pepton, während andere sich mit weniger zusammengesetzten Verbindungen wie den Salzen der Fettsäuren, Aminen, Nitrilen u. s. w. begnügen können. *Micrococcus ureae* hat z. B. die Fähigkeit, sich mit fast jeder Verbindung, die nur ein wenig organischen Kohlenstoff enthält, begnügen zu können.

Im allgemeinen können als die besten Kohlenstoffquellen die Zuckerarten, Eiweiss, Peptone und Fette bezeichnet werden Hierauf folgen mehrwertige Alkohole wie Glycerin, Dulcit und Mannit; etwas schlechter sind die Salze der Oxysäuren (Milch-, Apfel- und Weinsäure), noch schlechter die einwertigen Alkohole (Aethylalkohol ist doch spezifischer Nährstoff der Essigsäurebakterien), und die niedrigste Stufe nehmen die fetten Säuren (Ameisen-, Essig-, Propionsäure etc.) Amine, Nitrile u. s. w. ein. Wie weit hinab man gelangen kann, wird ersichtlich, wenn man erfährt, dass ein von Loew entdeckter *Bacillus* seinen Kohlenstoffbedarf mit formaldehydschwefligsaurem Natron decken konnte und mit ameisensaurem Natron als Kohlenstoffquelle vorzüglich gedieh. Doch giebt es organische Verbindungen, welche (im allgemeinen) als Kohlenstoffquellen unbrauchbar sind, z. B. Harnstoff, oxalsaure Salze und Cyanverbindungen, ohne dass sie, wie z. B. die Oxalsäure,

Digitized by Google

just an und für sich giftige Eigenschaften zu besitzen brauchen.

Was über die saprophytischen Bakterien gesagt wurde, gilt der Hauptsache nach auch für die parasitischen (pathogenen). Mehrere derselben haben sich jedoch einem einzelnen oder wenigen Wirtorganismen so angepasst und hier unter so exklusiven Verhältnissen gelebt, dass es erklärlich ist, wenn die Züchtung derselben ausserhalb des Organismus oft schwer fällt. Dies ist jedoch mit den meisten bekannten Formen gelungen (bei *Bacterium leprae* dagegen zweifelhaft). Um sie zu befriedigen hat man Nährsubstrate wie Blutserum oder Auszüge derjenigen Organe, in denen die betreffenden Bakterien auftreten, in Gebrauch genommen. Die Influenzabakterie wird z. B. auf Agar mit Zusatz von Bronchialschleim und Blut gezüchtet, da sie Hämoglobin im Substrat fordert. Im allgemeinen bevorzugen oder fordern die pathogenen Arten Eiweiss oder eiweissähnliche Stoffe zur Deckung ihres Kohlenstoffbedarfs [1]), allein sie verschmähen deshalb nicht immer stickstofffreie Nahrung, wenn ihnen dieselbe ausserhalb des Organismus dargeboten wird. *Bacterium tuberculosis* gedeiht z. B. gut in einer stickstofffreien Nährlösung mit Zusatz von ca. 4 % Glycerin.

In dem Inhalt des Eiweissmoleküls von 14—16 % Stickstoff müssen wir die grosse Bedeutung dieses Körpers als Nährstoff suchen. Er findet daher hauptsächlich als Baumaterial Anwendung, obgleich auch wichtige Beispiele seiner Anwendung als Energie produzierender Stoff vorliegen (siehe später). Es ist äusserst interessant die Wege, auf welchen sich die Bakterien den Stickstoff verschaffen, zu verfolgen, da es sich herausgestellt hat, dass sie sich hier weit allseitiger als irgend eine andere Gruppe von Organismen gezeigt haben. Ja sie haben sogar, auf eine noch nicht erklärte Weise, das alte Rätsel der Chemiker von der Gewinnung des freien

[1]) Stickstofffreie organische Stoffe finden sich ja auch nur in verschwindender Menge in den tierischen Geweben und im Blut.

Digitized by Google

Stickstoffs der Atmosphäre enthüllt. Bekanntlich zeichnet dieser Stoff sich durch äusserst geringe Affinität anderen Körpern gegenüber aus, so dass bisher die Fixierung desselben auf chemischem Wege nur mit grossen Kosten verbunden war. Man glaubte daher lange, dass der freie Stickstoff der Atmosphäre an dem gewöhnlichen Kreislauf dieses Körpers gar nicht teilnahm; das Studium der Bakterien hat uns jedoch gelehrt, dass er durch diese Organismen nicht nur gebunden, sondern auch wieder entbunden (siehe später) werden kann, und zwar in einem nicht geringen Massstabe.

Zuerst beobachtete man, dass gewöhnliche Ackererde, sogar ohne mit grünen Pflanzen weiter bewachsen zu sein, jährlich seinen Stickstoffgehalt vermehrte (Berthelot), dass sie aber diese Fähigkeit verlor, sobald die Erde geglüht oder mit antiseptischen Stoffen behandelt wurde. Eine Mitwirkung lebender Wesen hierbei war also wahrscheinlich. Zuerst wurde kleinen grünen und blaugrünen Algen die Ehre hierfür erteilt, spätere Versuche (Kossowitsch) haben es aber zweifelhaft gemacht, ob sie diese Ehre auch verdienen. Dagegen ist sicher nachgewiesen, dass eine in der Erde vorkommende anaërobe Bakterie, welche durch Winogradsky (1893) reinkultiviert und von ihm *Clostridium Pasteurianum* genannt wurde, die Fähigkeit besitzt, in Symbiose mit anderen aëroben Arten (möglich dann auch mit Algen) den freien Stickstoff der Atmosphäre zu binden, sofern ihr passende organische Kohlenstoffverbindungen (namentlich Zucker) zu Gebote stehen. Diese Bakterie kann ihren ganzen Stickstoffbedarf durch freien Stickstoff decken, ja sie will sogar nicht gedeihen, wenn dieser Stoff in ihrer Umgebung fehlt, auch wenn andere Stickstoffverbindungen zugegen sind. Winogradsky hat ausser dieser noch ein paar Arten mit (geringerer) Fähigkeit Stickstoff zu binden gezüchtet, und möglicherweise giebt es im Erdboden bedeutend mehr dergleichen Formen (S. Konwalewski 1898).

Der in den eigentümlichen Wurzelknöllchen der Leguminosen lebende *Bacillus radicicola* Beijerinck (Fig. 103—108)

Digitized by Google

ist besonders durch seine stickstoffbindende Fähigkeit bekannt. Die Beobachtung, dass Leguminosen selbst auf dem stickstoffärmsten Erdboden (Sand) wohl gedeihen, sowie dass der Boden nach einer Ernte von Hülsenfrüchten einen reicheren Ertrag an anderen Pflanzen giebt, veranlassten (1886—88) Hellriegel, die Ursachen dieses Verhaltens zu untersuchen. Er fand, dass die Stickstofferwerbung genau mit der Knöllchenbildung verbunden war und dass sie ausblieb, wenn diese auf irgend eine Weise (durch Sterilisierung des Bodens) verhindert wurde, während andererseits ein steriler Erdboden durch den Saft der Knöllchen infiziert und hierauf Knöllchenbildung bei

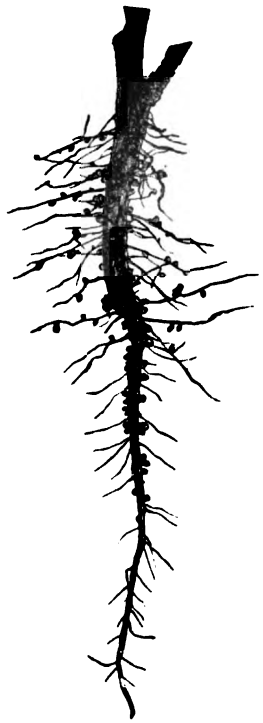


Fig. 103. Wurzel mit Knöllchen von *Vicia Faba*. Etwas verkleinert. (Nach Strasburger.)

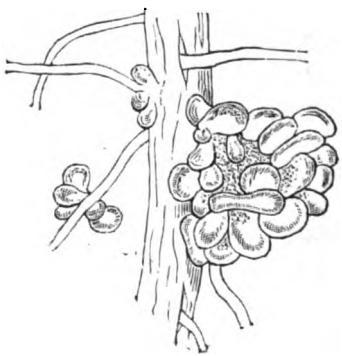


Fig. 104. Wurzelstück von *Vicia Faba*. Vergrössert. (Nach E. Rostrup.)

hineingesäeten Pflanzen hervorgerufen werden konnte. Ferner ergab eine anatomische Untersuchung der Knöllchen, dass dieselben in besonderen Geweben (Fig. 105—106) stabförmige Körperchen enthielten, welche Hellriegel für Bakterien ansah, und die nach seiner Meinung bei der Stickstoffbindung

Digitized by Google

mitwirkten. Diese Beobachtungen sind später von vielen anderen Forschern (Beijerinck, Frank, Prazmowski, Brunchorst, Nobbe, Mazé u. m.) bestätigt und erweitert worden. Das erwähnte Knöllchengewebe ist mit Bakterien vollgestopft, die nicht nur gewisse Zellen ausfüllen (Fig. 106 B) sondern sich auch als Stränge von der einen Zelle zur anderen erstrecken. (Fig. 107), namentlich wo sie in Begriff sind, von aussen in die junge Wurzel einzudringen. Obgleich das noch nicht näher erklärt ist, so ist doch annähernd sicher, dass die

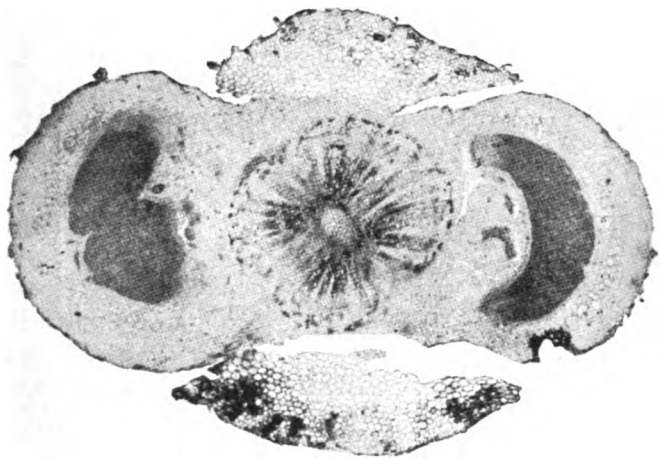


Fig. 105. Querschnitt einer Lupinenwurzel mit jungen hervorbrechenden Knöllchen. Die dunkeln halbmondförmigen Partieen rechts und links sind Bakteriengewebe. Oben und unten wurde die Epidermis sowie Teile des Gewebes bei der Präparation abgesprengt. (Nach einer Mikrophotographie von C. O. Jensen.)

Bakterien von der Erde, wo sie sich in irgend einem Ruhezustande befinden müssen, durch Verletzungen und Beschädigungen, wohl namentlich durch die Wurzelhaare, in ihre Wirtpflanzen eindringen. Infolge des hierdurch verursachten Reizes fängt die Knöllchenbildung an, und nicht nur entstehen hierbei

Digitized by Google

neue Gewebe, sondern die einzelnen Zellen, welche die Bakterien aufnehmen, werden grösser als gewöhnlich. Die jungen Bakterien sind gewöhnliche Stäbchen, oft sogar beweglich; nach einiger Zeit degenerieren sie indes und bilden Involu-

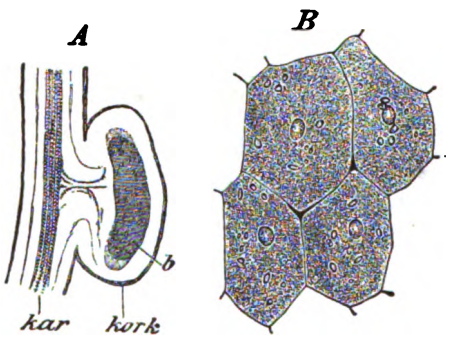


Fig. 106. Längsschnitt eines jungen Lupinenknöllchens mit Bakteriengewebe (b). *kar* Gefässbündel, *kork.* Korkgewebe. (Nach Tschirch.) B. Zellen vom Bakteriengewebe mit Bakteroïden gefüllt; doch sind auch Zellkerne und einige Stärkekörner sichtbar ca. 230:1. (Nach Frank.)

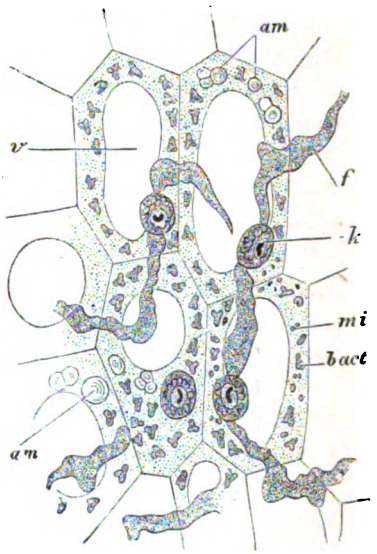


Fig. 107. Schnitt durch das Bakteriengewebe im Knöllchen von *Lathyrus silvestris. f.* Bakterienstränge, *bact.* Bakteroïden *k.* Zellkerne, *am* Stärkekörner, *mi* Mikrosomen, *v.* Vakuole. 400:1. (Nach Beijerinck.)

tionsformen, die sogenannten Bakteroïden (siehe p. 82—85 und Fig. 108) verzweigte und geschwollene Formen, die zuletzt absterben und vollständig aufgelöst werden. In diesem Zustande werden sie von ihrem Wirte absorbiert, der jetzt die Eiweissstoffe benutzt, welche die Bakterien früher durch Assimilation des freien Stickstoffs der Atmosphäre gebildet haben. Während sie nun allmählich zu Grunde gehen, war ihre frühere Entwickelung durch die Leguminospflanze bedingt, die

Digitized by Google

ihnen anfangs reichliche Mengen von Zucker, Asparagin m. m. gespendet hat. Ja, sie scheinen sogar anfangs recht unliebsame Schmarotzer zu sein, welche die Entwickelung des Wirtes hemmen bis zu dem Zeitpunkt, wo dieser sich erholt, die Oberhand gewinnt und jetzt gerade auf Kosten seiner Gäste um so besser gedeiht.

Die Involutionsformen entstehen wahrscheinlich durch die Einwirkung des sauren Zellsaftes. Mazé hat nämlich gezeigt, dass die Bakterien auch ausserhalb der Knöllchen, in Reinkulturen, degenerieren und Involutionsformen bilden, wenn sie bei 35° C. oder auf schwach saurem Substrat gezüchtet werden. Und in den Knöllchen fängt die Degeneration erst an, wenn die Gefässe gebildet sind und die Zirkulation der sauren Nährsäfte beginnt. Inwiefern man nun das gegenseitige Verhältnis zwischen den beiden Organismen symbiotisch oder parasitisch nennen soll, mag unentschieden bleiben; die Hauptsache ist, dass die Bakterien wirklich unter den geschilderten Verhältnissen die Fähigkeit erlangen, grosse Mengen des freien Stickstoffs der Atmosphäre zu erwerben und durch den Aufbau desselben zu Eiweissstoff das Wachstum der Hülsenfrucht in erstaunlichem Grade zu fördern. Und die Wurzelteile, welche nach der Ernte im Erdboden verbleiben, werden immer noch so reich an gewonnenem Stickstoff sein, dass derselbe anderen Pflanzen zu statten kommen kann.

Fig. 108. Bakterien und Bakteroïden vom Knöllchen einer *Vicia*. 700:1. (Nach Beijerinck.)

Zahlreiche Versuche, bei welchen alle übrigen Stickstoffquellen ausgeschlossen waren (Schloesing & Laurent), haben den Beweis geliefert, dass es thatsächlich der freie

Digitized by Google

Stickstoff ist, welcher gebunden wird. Und dass es gerade die Bakterien sind, welche diese Arbeit verrichten, erhellt daraus, dass die Hülsenfrucht ohne Knöllchen (d. h. ohne Bakterien) bei Abschluss anderer Stickstoffnahrung nicht gedeiht und keinen freien Stickstoff bindet, und ferner aus der Thatsache, dass die Bakterien auch in Kulturen, ohne Zusammenleben mit Leguminosen, freien Stickstoff binden können. Es gelang nämlich leicht (Beijerinck, Prazmowski, Mazé u. a.) die Bakterien in Reinkulturen zu züchten, wenn die Nährböden neben Knöllchensaft Zucker und ein wenig Asparagin enthielten. Der letztere oder ein anderer stickstoffhaltiger organischer Körper scheint ihnen notwendig zu sein, ehe sie die Assimilation des freien Stickstoffes anfangen können, und einen solchen finden sie ja auch in den Wurzeln der Leguminosen. Wenn sie ihn aber verbraucht haben, ist kein neuer Zusatz notwendig, und die Erwerbung des freien Stickstoffs geschieht nun so schnell, dass es z. B. Mazé möglich war, in Kulturen während eines Zeitraumes von 15 Tagen einen Zuwachs von 47,5 Milligramm Stickstoff zu konstatieren, welcher nur der atmosphärischen Luft entstammen konnte. Andererseits benutzen die Bakterien aber diese Quelle nicht, wenn andere Stickstoffverbindungen ihnen zu Gebote stehen, z. B. wenn eine reichliche Menge von Nitraten im Erdboden vorkommt (vgl. *Clostridium Pasteurianum* p. 115).

Man hat Knöllchen und Bakterien bei allen Pflanzen der Ordnung *Leguminosae* (Hülsenpflanzen) gefunden, sowohl bei den *Papilionaceen* als bei den *Caesalpiniaceen* und *Mimosaceen*. Obgleich nun im Äusseren kein Unterschied zwischen den Bakterien der verschiedenen Arten ist, kann man doch nicht ohne weiteres von der einen Gattung zur anderen impfen. Es scheint ausserdem, dass wenn auch nicht verschiedene Arten, so doch verschiedene Rassen der Bakterien existieren, deren jede sich einer bestimmten oder wenigen, mit einander sehr nahe verwandten, Wirtpflanzen angepasst haben und sich auf andere nicht einimpfen lassen. Z. B. lässt sich die Bakterie der Erbse zwar auf Bohnen, nicht aber auf Klee

Digitized by Google

ferner die des Klees nicht auf Erbsen, wohl aber auf die näher verwandten Wicken einimpfen. Will man also einen Erdboden, auf welchem lange Zeit keine Hülsenfrüchte gebaut wurden und wo deshalb wahrscheinlich nur wenige oder gar keine Knöllchenbakterien vorkommen, infizieren, so muss man auf die Pflanzen, die man in diesem Erdboden züchten will, Rücksicht nehmen. Man kann alsdann entweder durch Zusatz solcher Erde, in welcher die betreffenden Pflanzen jüngst gewachsen haben, die Infektion erreichen, oder man benutzt hierzu Reinkulturen von Bakterien verschiedener bestimmten Pflanzen, wie sie jetzt unter dem Namen Nitragin in den Handel gebracht sind (Nobbe & Hiltner). Denn wie erwähnt, scheinen die Bakterien nach Verlauf einiger Zeit im Erdboden zu Grunde zu gehen, in welchem sie ohne eine passende Wirtpflanze nicht recht gedeihen können.

Im Gegensatz zu *Clostridium Pasteurianum* sind die Knöllchenbakterien streng aërob. Ihren nötigen Sauerstoff sowie Stickstoffgas finden sie in den recht geräumigen Intercellularen des Knollengewebes.

Eine Reihe verschiedener anderer Bakterien, sowohl autotrophen als heterotrophen, können zwar den freien Stickstoff nicht erwerben, sich aber doch mit anorganischen Verbindungen desselben wie Ammoniak-, salpetrigsauren und salpetersauren Salzen begnügen. Am interessantesten verhalten sich hierbei die früher erwähnten Salpeterbakterien. Der Ammoniak und die salpetrigsauren Salze dienen nämlich diesen Organismen nicht nur als Energiequelle, sondern sie sind ausserdem ihr einziger stickstoffhaltiger Nährstoff. (Über ihr sonderbares Verhalten der Kohlenstoffnahrung gegenüber siehe p. 109—110.) Sie gedeihen z. B. vorzüglich in folgenden Nährstofflösungen, die in neuester Zeit von Winogradsky und Omeliansky benutzt wurden:

Nitritbakterien auf Gipsplatten (Omeliansky) durchtränkt mit einer Lösung von:

2 gr Ammoniumsulfat
0,5 „ Magnesiumsulfat

Digitized by Google

1,0 gr Dikaliumphosphat
2 „ Chlornatrium
0,4 „ Ferrosulfalt
1000 „ destill. Wasser.

Die Nitratbakterien in Lösungen von:

1 gr Natriumnitrit
1 „ Natriumkarbonat
0,5 „ Dikaliumphosphat
0,5 „ Chlornatrium
0,4 „ Ferrosulfat
0,3 „ Magnesiumsulfat
1000 „ destill. Wasser.

Diese Nährlösungen enthalten also keine Spur von organischen Stoffen, die im allgemeinen auf die Nitrobakterien wie die stärksten Antiseptika wirken. (Eigentümlich ist die gleiche Wirkung von Ammoniak auf die Nitratbakterie.) Aber aus diesem rein anorganischen Material und aus der Kohlensäure der Luft, die sie ja ohne Chlorophyll und ohne Licht durch die bei der Oxydation des Ammoniakes und der salpetrigen Säure entbundene Energie assimilieren, können sie das komplizierte Eiweissmolekül aufbauen!

Die denitrifizierenden Bakterien, von denen es sowohl nitrat- als nitritreduzierende Arten giebt, — die Reduktion verläuft bis zu der Entbindung des elementären Stickstoffs ja sogar zur Ammoniakbildung — lassen sich auch mit ausschliesslich anorganischem Stickstoff (Nitraten und Nitriten) begnügen, von dem ein Teil zum Aufbau ihrer Eiweisskörper verbraucht wird (Hj. Jensen). Dagegen fordern sie absolut organischen Kohlenstoff und sind daher heterotroph. — Von anderen heterotrophen Bakterien, die mit anorganischem Stickstoff fürlieb nehmen, mögen beispielsweise *Pseudomonas pyocyanea* Gessard (Salpeterstickstoff) *Bacillus subtilis* (Ammoniakstickstoff), sowie verschiedene nicht pathogene Arten der Coligruppe erwähnt werden.

Digitized by Google

Andere lassen sich mit nichts weniger als Amidstickstoff (Asparagin, Leucin, Harnstoff u. dgl.) begnügen, so z. B. gewisse Formen der Colibakterien, und eine grosse Anzahl, namentlich pathogene Arten, fordern Peptonstickstoff oder nahestehende Zersetzungsprodukte der Eiweisskörper. Wenn gewisse Bakterien die gewöhnlichen Albumin- und Leimstoffe benutzen können, so ist dies wahrscheinlich nur möglich, weil sie durch peptonisierende Enzyme diese Verbindungen zu Peptonen u. dgl. umbilden können. Dieses gilt z. B. in Bezug auf die Arten, welche Gelatine verflüssigen. Mehrere Arten, welche sich mit dem anorganischen oder mit Amidstickstoff begnügen können, bevorzugen Peptonstickstoff, jedoch nicht alle. Z. B. zieht *Bacillus perlibratus* Beijerinck Asparagin den Peptonen vor. Nach den für die einzelnen Arten günstigsten Stickstoffquellen hat Beijerinck die Bakterien folgendermassen eingeteilt: 1. Nitrat- und Ammoniakbakterien, 2. Amidbakterien und 3. Peptonbakterien; doch lassen sich wohl kaum scharfe Grenzen zwischen diesen Gruppen ziehen. — Vielleicht scheitern die Kulturversuche gewisser pathogenen Arten an der Schwierigkeit eine passende Stickstoffnahrung zu finden, wie z. B. *Bacterium influenzae*, welche ja bisher nur auf hämoglobinhaltigem Substrat gedeiht. —

Es wurde früher erwähnt, dass **Schwefel** zu den für die Bakterien notwendigen Mineralstoffen gehört, weil dieser Körper im Molekül der meisten Eiweissstoffe vorhanden ist, und er wird alsdann im allgemeinen in Form neutraler schwefelsaurer Salze assimiliert. Er spielt indes eine besondere Rolle für die Schwefelbakterien (Thiobakterien), eine grosse physiologische Gruppe, welche zahlreiche, in morphologischer Beziehung höchst verschiedene Arten umfasst. In der neuesten Zeit hat jedoch Migula[1]) gemeint, dieselben auch als eine besondere systematische Gruppe, den übrigen Bakterien (Eubakterien) gegenüber, abzweigen zu können. Indem wir über diesen Punkt auf den speziellen Teil verweisen,

[1]) System der Bakterien I—II. 1897—1900.

Digitized by Google

mag hier nur erwähnt werden, dass in dieser Gruppe, wie schon bemerkt, sowohl farblose als gefärbte Formen (Purpurbakterien) existieren, welche letztere den Farbstoff Bakteriopurpurin führen (siehe p. 43 und 44), ferner unbewegliche und bewegliche, Kugel- oder Kokken- und Sarcinaformen, Stäbchen, Spirille und mehrzellige Fadenbakterien. Sie leben in grossen Mengen in Schwefelquellen und namentlich in stagnierenden Gewässern, wo organische Stoffe faulen, z. B. häufig an den dänischen Küsten, wo Algen, Seegras und tote Meertiere sich ansammeln. Sie bilden hier rötliche oder weissliche Überzüge und Häutchen, besonders wenig unter der Oberfläche. Denn obgleich diese Organismen entschieden aërob sind, lieben sie doch eine geringere Sauerstoffspannung als die in der Atmosphäre und den oberen Schichten des freistehenden Wassers vorherrschende. Für die Standorte der Schwefelbakterien ist der Geruch von Schwefelwasserstoff charakteristisch. Anfangs sah man denselben als ein Produkt der Lebenswirksamkeit der Schwefelbakterien an; Winogradsky zeigte aber, dass er gerade ihr Auftreten bedingt. Der Schwefelwasserstoff entsteht, wenn Fäulnisbakterien Eiweissstoffe zersetzen. Er ist dann ein unentbehrlicher Nährstoff[1]) für die Schwefelbakterien, welche ihn assimilieren und zu Körnchen oder Tröpfchen von amorphem Schwefel oxydieren, die sie in ihren Zellen aufspeichern (Fig. 109 und 110). Hier wird der Schwefel all-

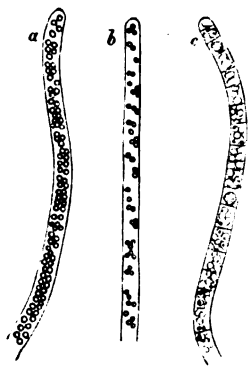
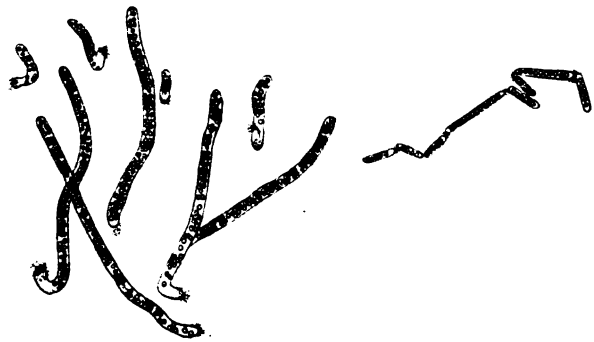


Fig 109. *Beggiatoa alba* (Vaucher) Trevisan. Farblose Schwefelbakterie mit in den Zellen aufgespeicherten Schwefelkörnern. 900 : 4. (Nach Winogradsky.)

[1]) Den höheren (grünen) Pflanzen ist der Schwefelwasserstoff sonst ein starkes Gift: Sobald er $^1/_{1300}$ des Volumen der umgebenden Luft ausmacht, werden die grünen Blätter getötet.

Digitized by Google

mählich verbraucht, indem er weiter zu Schwefelsäure oxydiert und diese wird ausgeschieden und von etwaigen Kalksalzen zu Gips gebunden. Entzieht man den Bakterien den Zutritt zu Schwefelwasserstoff, so verschwinden nach 1—2 Tagen alle Schwefelkörnchen, indem sie oxydiert werden, und die Bakterien werden nun allmählich vor Hunger sterben, sofern ihnen nicht neuer Schwefelwasserstoff zugeführt wird. — Wie p. 108—9 erwähnt, scheint der Schwefel den Kohlenstoff zum Teil zu ersetzen, da diese Organismen mit ganz minimalen Mengen



A B

Fig. 110. *Thiothrix nivea* (*A*) und *tenuis* (*B*) Winogradsky. Farblose **Schwefelbakterien** mit Schwefelkörnchen. 900:1. (Nach Winogradsky.)

des letzteren sich begnügen können. Dass die Purpurbakterien vermittelst des Bakteriopurpurins im Sonnenlicht wahrscheinlich Kohlensäure assimilieren können, ist auch schon früher erwähnt. Vielleicht können die farblosen Formen auch die durch die Oxydation des Schwefelwasserstoffs entbundene Energie zur Assimilation der Kohlensäure ohne Mitwirkung des Lichts benutzen. Jedenfalls muss diese Energiequelle sicher allen diejenige Energie erstatten, welche sonst durch die Zersetzung der organischen Kohlenstoffverbindungen gewonnen wird. — Die wichtigsten Arbeiten über die Physiologie der Schwefelbakterien verdanken wir Winogradsky (1887—88).

Für die sogenannten Eisenbakterien, eine physiologische Gruppe, welche Arten der Gattungen *Cladothrix* und *Crenothrix*

Digitized by Google

umfasst (Fig. 13, 76), spielt vielleicht Eisenoxydul eine ähnliche Rolle wie der Schwefelwasserstoff für die Schwefelbakterien. Jene Bakterien gedeihen besonders an sumpfigen Lokalitäten oder in stehenden Gewässern, welche kohlensaures Eisenoxydul enthalten, und man findet in ihren Scheiden bedeutende Mengen von Eisenoxydhydrat aufgespeichert, indem sie das vorhandene Eisenoxydul assimiliert und oxydiert haben. Da auch bei dieser Oxydation Energie entbunden wird, haben wir vielleicht hier eine Analogie zu dem Verhalten der Nitrifikations- und Schwefelbakterien anorganischen Körpern gegenüber. Die Meinungen hierüber gehen aber vorläufig auseinander (Molisch contra Winogradsky), und entscheidende Untersuchungen liegen noch nicht vor. — Eisen scheint auch ein notwendiger Nährstoff für die Nitrobakterien und die Influenzabakterie zu sein, von denen letztere ja (wie schon öfters erwähnt), bisher nur auf hämoglobinhaltigem Substrat gezüchtet werden konnte.

Es wird aus den obigen Erörterungen hervorgehen, welche ungeheuer verschiedenartigen Ansprüche an die Nährstoffe von den verschiedenen Bakterien gestellt werden. Es giebt sicher keine andere Organismengruppe, welche in einem solchen Grade die Quellen, bei denen überhaupt die Erhaltung des Lebens denkbar ist, ausgenutzt haben, als eben die Bakterien. Natürlich hängt aber auch dieses mit ihren höchst verschiedenen Aufgaben und ihrer enorm bedeutungsvollen Rolle in der Natur zusammen, in welcher Beziehung auch keine andere Gruppe von Lebewesen sich mit ihnen messen kann.

Es muss hier besonders betont werden, wie schwer es ist zu generalisieren, wenn von den Ansprüchen der Bakterien an die Nahrung die Rede ist. Denn ausserdem, dass die einzelnen ganz entgegengesetzte Ansprüche in Bezug auf die Verbindungen, in welchen sie einen bestimmten Stoff z. B. Stickstoff fordern — einige als freien Stickstoff, andere in der Form

Digitized by Google

von Eiweissstoffen — stellen können, so giebt es eine Reihe von Nebenumständen, die auf den Nährwert bestimmter Stoffe Einfluss haben, indem derselbe von den übrigen Kulturbedingungen oft in hohem Grade abhängig ist.

Interessant ist es z. B., dass oft ein Gegenseitigkeitsverhältnis zwischen den verschiedenen Nährstoffen besteht, so dass der eine den Nährwert des anderen vergrössern oder verkleinern kann. So wird im allgemeinen der Nährwert der Amide durch das Vorhandensein von kohlenstoffreichen Verbindungen wie Zucker, Glycerin u. dgl. vermehrt, welches an und für sich nicht so eigentümlich ist, wenn man bedenkt, dass die Eiweissstoffe bei ihrer Zersetzung oft eben Amide und eine Anzahl von stickstofffreien organischen Stoffen geben.

Aber selbst die Ammoniaksalze, sowohl organischer als anorganischer Säuren (Phosphorsäure), und die Nitrate können für die heterotrophen Bakterien ausgezeichnete Stickstoffquellen werden, wenn gleichzeitig eine passende Kohlenstoffquelle (ein Kohlehydrat, Glycerin, Mannit u. dgl.) vorhanden ist. Dieses gilt z. B. für mehrere nicht pathogene Formen aus der Coligruppe, sofern sie im Stande sind die betreffende Kohlenstoffquelle vergären zu können (C. O. Jensen).

Ebenso ändert sich der Nährwert mit der Temperatur, bei der die Bakterie gezüchtet wird. Bei höheren Temperaturen können z. B. in gewissen Fällen die Salze der Fettsäuren den Traubenzucker ersetzen, auch wenn dieser bei niedrigen Temperaturen sonst unentbehrlich war. Es scheint, als ob Stoffe mit einer geringeren Verbrennungswärme bei den höheren Temperaturen oft für andere Stoffe mit höherer Verbrennungswärme, welche bei den niedrigen Temperaturen notwendig sind, eintreten können.

Allein ausser der Temperatur spielt der Umstand, ob freier Sauerstoff anwesend ist oder nicht, eine überaus wichtige Rolle für die Ansprüche der Bakterien an gewisse Nährstoffe. Dieses gilt natürlich besonders für diejenigen Bakterien, welche sowohl mit als ohne freien Sauerstoff leben können, nämlich für die

Digitized by Google

fakultativ (gelegentlich) anaëroben (siehe später). Wenn die anaërobe Lebensweise von Gärungswirksamkeit begleitet wird, muss ein gärungsfähiger Stoff, eine Zuckerart oder Ähnliches vorhanden sein, während dieselbe Bakterie sich oft bei der Anwesenheit des freien Sauerstoffs mit weit einfacheren, nicht gärungsfähigen Kohlenstoffverbindungen begnügen kann. Aber selbst wenn im anaëroben Zustande keine eigentliche Gärung stattfindet, wenn z. B. die pathogenen Bakterien sich in den Geweben lebender Organismen befinden und hier Krankheiten hervorrufen, scheinen doch reduzierende Stoffe (Kohlenhydrate u. dgl.) oder jedenfalls solche Stoffe, welche durch hydrolytische Zersetzungen Energie entbinden, notwendig zu sein. Dies lässt sich natürlich dadurch erklären, dass die Bakterien eine Energiequelle bedürfen, und da sie von solchen Oxydationsprozessen, welche der freie Sauerstoff bewerkstelligen kann, ausgeschlossen sind, müssen sie sich an solche Verbindungen heranmachen, die eine grosse potentielle Energie besitzen, welche durch Spaltungen teilweise entbunden werden kann.

Durch diese Auseinandersetzungen gelangen wir zur Berührung der Frage, ob man im voraus von der chemischen Zusammensetzung der Nährstoffe auf ihren Nährwert zurückschliessen kann. Die Annahme lag ja nahe, dass die kohlen- und stickstoffhaltigen Verbindungen, welche die grösste Verbrennungswärme besitzen, auch den grössten Nährwert haben müssten. Die Erfahrung hat aber gelehrt, dass man mit Schlussfolgerungen der Art sehr vorsichtig sein muss. Man (Loew) hat z. B. gemeint, dass das Kohlenstoffatom seinen grössten Nährwert haben sollte, wenn es mit Wasserstoff als als CH_2 verbunden sei, einen geringeren als CH, einen noch geringeren als $C\begin{matrix}H\\OH\end{matrix}$, während es in den Verbindungen CO und CN wertlos wäre, geschweige denn als CO_2. Aus diesem Grunde sollten u. a. Harnstoff und Oxalsäure, welche C als CO enthalten, als Kohlenstoffnahrung unbrauchbar sein. Nun

Digitized by Google

zeigt indes die Erfahrung, dass es kaum eine organische Verbindung giebt, weder aus der Reihe der alifatischen (fetten Körper) noch der aromatischen Verbindungen, die nicht irgend einem Mikroorganismus als Nahrung dienen könnte. Nicht nur ist festgestellt worden, dass sowohl Harnstoff wie Oxalsäure als Kohlenstoffquelle dienen können (Reinke), sondern es giebt sogar Lebewesen — und zwar unter den niederen Pilzen und Bakterien — welche ihren Kohlenstoffbedarf durch Alkaloïde wie Chinin und Morphin, Glykoside wie Amygdalin, Nitrile, ja selbst durch Cyankalium (Pfeffer) decken können. So ist es schon lange bekannt gewesen, dass besonders starke Bakteriengifte, wie Karbolsäure, in starker Verdünnung als Kohlenstoffquelle dienen können. Wenn endlich hierzu noch kommt, dass die Salpeterbakterien sogar nur die rein anorganische Kohlensäure (CO_2) als Kohlenstoffquelle benutzen, während andere den freien Stickstoff aus der atmosphärischen Luft erwerben, so haben wir die ganze Skala von Stoffen mit der grössten Verbrennungswärme bis abwärts zu denen mit gar keiner oder sogar mit negativer (endothermischen Verbindungen) durchlaufen.

Dies schliesst natürlich nicht aus, dass wir im allgemeinen, d. h. für die Mehrzahl der Bakterien, die nährwertigsten Stoffe auch unter denen mit der grössten Verbrennungswärme suchen müssen, eine Thatsache, die aus mehreren nahe liegenden, hier nicht näher zu erörternden Gründen leicht verständlich ist. Weil aber die Stoffe mit dem grössten Nährwert im allgemeinen auch eine grosse Verbrennungswärme besitzen, so darf man doch nicht umgekehrt schliessen, dass Stoffe mit hoher Verbrennungswärme auch einen hohen Nährwert haben werden. Ausser dass wir z. B. sofort die Kohlenwasserstoffe ausnehmen und in der Regel zu den komplizierteren Molekülen (Kohlenhydraten und Eiweissstoffen mit ihren Zersetzungsprodukten) hinauf müssen, spielt auch der molekuläre Bau selbst, d. h. die Ordnung der Atome innerhalb des Moleküls, eine eigentümliche und bedeutsame Rolle.

Digitized by Google

Es wurde früher (p. 105), erwähnt dass ein Nährstoff von den Zellen nur in gelöstem Zustande assimiliert werden kann, und ferner, dass dieser innerhalb der Kohlenhydrate als Monosaccharid, innerhalb der Eiweissstoffe als Peptone u. dgl. zugegen sein muss, was eine vorhergehende Spaltung unter Wasseraufnahme (Hydrolyse) durch Enzyme voraussetzt, nämlich wenn die betreffenden Nährstoffe als Poly- und Disaccharide oder als Albuminstoffe vorhanden sind. Wenn daher die betreffende Bakterie nicht in Besitz bestimmter hydrolysierenden Enzyme ist, wird sie dergleichen Nährstoffe gar nicht ausnutzen können. Aber selbst in dem meist hydrolysierten Zustande sind die Nährstoffe nicht allen Bakterien unmittelbar zugänglich, denn es findet hier öfters eine merkwürdige Auswahl statt. Aus der Physiologie der Hefepilze ist bekannt, dass nur diejenigen Zuckerarten, welche 3 oder ein Multiplum von 3 Kohlenstoffatomen im Molekül besitzen, in alkoholische Gährung geraten können (E. Fischer), aber selbst unter den Hexosen (d. h. Zuckerarten mit 6 Kohlenstoffatomen) finden sich einige, die nicht gährungsfähig sind, obgleich andere, mit ihnen isomere Zuckerarten dies sind. Diese sogenannten stereoïsomeren[1]) Verbindungen können so durchgreifende Verschiedenheiten des Nährwertes aufweisen und zwar in der Weise, dass die eine Modifikation unbrauchbar sein kann, während die andere gerade der von einer Bakterie geforderte Stoff ist. Z. B. unter den Milchsäurebakterien, welche aus verschiedenen Zuckerarten Milchsäure erzeugen, bilden einige die optisch unwirksame Gärungsmilchsäure, die Äthylidenmilchsäure, welche sich in zwei optisch wirksame Modifikationen spalten lässt, die rechts drehende Paramilch-

[1]) Unter stereoïsomeren Stoffen versteht man solche, die dieselbe chemische Strukturformel und dieselben chemischen Eigenschaften, was die Reaktionen u. dgl. betrifft, haben, sich physisch aber verschieden verhalten z. B. in Bezug auf Lösbarkeit, Krystallform, Verhalten zum polarisierten Licht u. s. w. Man nimmt an, dass die Atome in den Molekülen solcher Stoffe in verschiedenen Ebenen liegen, u. a. bisweilen wie das Spiegelbild im Verhältnis zu dem wirklichen Gegenstande. Siehe übrigens die Lehrbücher der Chemie.

Digitized by Google

säure (d-Milchsäure, Fleischmilchsäure) und eine linksdrehende Modifikation (die l-Milchsäure). Nun zeigt sich aber, dass manche Bakterien scheinbar nur die rechtsdrehende, andere nur die linksdrehende Milchsäure bilden; wahrscheinlich will dieses aber nur sagen, dass die erstere nur die Linkssäure verbrauchen, die andere dagegen unberührt lassen, und umgekehrt. Oft kommt es aber auch vor, dass die eine Modifikation mit Vorliebe angewandt wird, die andere nur, wenn die erstere verbraucht ist (siehe p. 220).

Der Grund einer solchen Auswahl muss wohl in einem eigentümlichen Bau des Protoplasmas gesucht werden, in einer gewissen sowohl chemischen wie physikalischen Übereinstimmung zwischen demselben und dem brauchbaren Nährstoff. Und je nachdem das Protoplasma der einzelnen Zelle nun mehr oder weniger allseitig ausgebildet, plastisch ist, kann es mehr oder weniger die vorkommenden organischen Körper als Nährstoffe ausnutzen. Zur vorläufigen Bearbeitung der Nahrung sind, wie erwähnt, verschiedene Enzyme notwendig, da wir aber später auf diesen Punkt zurückkommen, mag hier nur gesagt werden, dass die Bakterien in Bezug auf Enzyme ausserordentlich reich entwickelt und gerade deswegen im stande sind, so viele verschiedenartigen organischen Stoffe auszunutzen, wie es der Fall ist.

Da die Bakterien in der freien Natur nur äusserst selten in Reinkulturen auftreten, sondern gewöhnlich viele Arten zusammen, so wird ihnen ermöglicht, dass sie einander helfen können auch in Bezug auf die Bearbeitung der Nahrung. So bereitet die eine Art oft der anderen den Boden vor. Wenn z. B. ein Stück Fleisch allmählich in Fäulnis übergeht, so werden sich sofort mehrere Bakterienarten einfinden und sich von den verschiedenen Bestandteilen desselben, Eiweissstoffen, Fettstoffen u. s. w. ernähren. In die erste Reihe kommen solche, die peptonisierende Enzyme ausscheiden können, wodurch sie die Albuminstoffe in Lösung bringen und zersetzen. Hierauf können andere, dergleichen Enzyme nicht besitzende Arten sich einfinden und von den

Digitized by Google

gebildeten Peptonen wohl gedeihen, indem sie dieselben vielleicht in verschiedene Amide und Fettsäuren zerlegen, die wieder anderen Bakterien zugänglich sind. Auf diese Weise wird die Zersetzung des Eiweissstoffs allmählich bis zu den anorganischen Bestandteilen: Kohlensäure, Ammoniak, Wasser, Schwefelwasserstoff u. s. w. hinabgeführt und zwar mit sehr zahlreichen Zwischenstufen, deren jede durch bestimmte Bakterienarten charakterisiert wird. Und während sauerstoffbedürftige (aërobe) Formen dort gedeihen, wo die Luft Zutritt hat, können andere, sauerstoffmeidende (anaërobe) Formen im Schutze jener oder im Innern des Fleisches, wohin die Luft nicht dringt, gedeihen.

Von den nitrifizierenden Bakterien sind die Nitratbildner von den Nitritbildnern abhängig, da die ersteren die Oxydation des Ammoniaks nicht bewerkstelligen können. Dieser Stoff ist ja ausserdem (nach Omeliansky und Winogradsky) ein ausserordentlich kräftiges Gift für die Nitratbakterien, so dass selbst Spuren desselben ihre Wirksamkeit zum Stocken bringen. Diese beginnt daher erst dann, wenn die Nitritbakterien allen vorhandenen Ammoniak zu Nitrit umgebildet haben. — Und wenn z. B. das anaërobe *Clostridium Pasteurianum* Winogradsky erst durch Hülfe gewisser aëroben Verwandten, oder wenn die Knöllchenbakterien gewöhnlich nur im Zusammenleben mit den Leguminosen im stande sind, den freien Stickstoff der Atmosphäre zu assimilieren, so haben wir hier eigentümliche Gegenseitigkeitsverhältnisse, die gewöhnlich mit dem Namen Symbiose oder Metabiose (de Bary- Migula) bezeichnet werden, und die zahlreiche Analogieen ausserhalb der Gruppe der Bakterien besitzen.[1])

2. Die übrige Beschaffenheit des Mediums.

A. Der freie Sauerstoff.

Im Jahre 1861 machte Pasteur die merkwürdige Entdeckung, dass es ein Lebewesen gab, das bei seiner normalen

[1]) Vgl. z. B. die Lehrbücher der allgemeinen Botanik.

Digitized by Google

Lebensführung den freien Sauerstoff entbehren konnte, und dieses Wesen war eine Bakterie. Diese Entdeckung erregte mit Recht die grösste Aufmerksamkeit der Biologen, denen es bisher als ein unerschütterliches Dogma galt, dass die normale Entfaltung alles Lebens freien Sauerstoff als Betriebskraft fordere, ohne den bald krankhafte Zustände und schliesslich der Tod eintreten würde. Hier lag nun die Sache gerade umgekehrt. Denn die Bakterie Pasteurs konnte nicht nur den freien Sauerstoff andauernd entbehren, sondern sie konnte denselben obendrein gar nicht vertragen. Eine Zufuhr desselben brachte sofort ihre Lebensprozesse zum Stocken und tötete sie hernach. Der Sauerstoff war ihr ein Gift. Ohne Sauerstoff dagegen, in einem Kohlensäure- oder Wasserstoffstrom gehalten, rief sie Buttersäuregärung in Traubenzucker, Mannit und Milchsäure hervor. Es ist demnach auch sicher eine der gemeinen Buttersäurebakterien gewesen, die Art kann übrigens nicht näher identifiziert werden; Pasteur nannte sie „vibrion butyrique." — Da er im selben Jahre entdeckte, dass die gewöhnliche Bierhefe auch den freien Sauerstoff entbehren kann und gerade unter solchen Verhältnissen eine — nach seiner Meinung besonders kräftige — Gärung hervorruft, stellte er auf Grund dieser Thatsachen seine bekannte Gärungstheorie auf, dass „Gärung Leben ohne Luft sei" (hierüber später).

In diesem Schlusse hat die Nachwelt Pasteur nicht Recht gegeben, sie hat aber seine Beobachtungen bestätigt und eine grosse Reihe von neuen hinzugefügt. Selbst fand er 1863 noch eine weinsauren Kalk vergärende Bakterie, die ohne den freien Sauerstoff leben konnte, und wir kennen zur Zeit eine grosse Anzahl von Bakterien, welche sich auf dieselbe Weise verhalten, ausser einer noch grösseren Anzahl solcher, die mitunter und unter besonderen Kulturbedingungen ebensowohl ohne als mit dem freien Sauerstoff gedeihen. Dagegen giebt es nur verhältnismässig wenige, die entschieden freien Sauerstoff bedürfen, um zu gedeihen. Da die Bakterien bis jetzt die einzige Gruppe von Organismen sind, von denen

Digitized by Google

man weiss, dass sie fortwährend ohne freien Sauerstoff leben können, so nehmen sie auch in dieser Beziehung eine Sonderstellung unter den lebenden Wesen ein.

Da das Verhalten dem Sauerstoff gegenüber eine ausserordentlich grosse praktische Rolle spielt, u. a. wo es die Reinzüchtung gilt, so ist dies eine der ersten Fragen, die sich herandrängt und Beantwortung fordert, wenn wir mit einer Bakterie zu thun haben. Wenn sie, um zu gedeihen, ausdrücklich freien Sauerstoff fordert, so nennen wir sie einen obligaten Aërobionten; wenn sie fortwährend ohne freien Sauerstoff leben kann und dieser sie beeinträchtigt oder gar tötet, so heisst sie ein obligater Anaërobiont; wenn sie sowohl den freien Sauerstoff vertragen als auch (mitunter) ohne denselben leben kann, erhält sie den Namen eines fakultativen Anaërobionten; wenn eine Bakterie am besten ohne freien Sauerstoff gedeiht, unter gewissen Umständen aber diesen doch vertragen kann, gebraucht man die Bezeichnung eines fakultativen Aërobionten. Es existiert ein Wesensunterschied zwischen denjenigen, die den freien Sauerstoff ganz entbehren können, und denjenigen, die ihn, wenn auch in minimalen Mengen, ausdrücklich fordern, sonst aber giebt es keine scharfen Grenzen zwischen den 4 Gruppen, wie wir später sehen werden.

Es existieren, wie gesagt, nur verhältnismässig wenige obligate Aërobionten, von denen die Salpeter- und Essigsäurebakterien die wichtigsten sind, sowie andere ähnliche, deren Lebenswirksamkeit sich ja gerade durch Übertragung des freien Sauerstoffs kenntlich macht. Es sind ferner zu nennen die Knöllchenbakterien der Leguminosen, der Heubacillus (*Bacillus subtilis*), *Sarcina lutea*, *Microspira luminosa* (*Photobacterium luminosum* Beijerinck u. a. m.); ausserdem die Schwefelbakterien, welche am besten in Sauerstoff von niedriger Spannung gedeihen, denselben aber doch nicht entbehren können. Die Denitrifikationsbakterien sind (nach Hj. Jensen) auch obligate Aërobionten, in dem Sinne, dass sie in Bouillon ohne Sauerstoff nicht gedeihen, wenn keine

Digitized by Google

Nitrate oder Nitrite vorhanden sind; im gegengesetzten Falle können sie nämlich auch ihren Sauerstoffbedarf durch die Reduktion dieser Stoffe decken. — Endlich einige Formen von geringerer Bedeutung.

Die Zahl der bekannten obligaten Anaërobionten ist dagegen eine recht ansehnliche. Die Buttersäurebakterie Pasteurs umfasste wahrscheinlich mehrere Arten; jedenfalls kennen wir jetzt mehrere genau beschriebene, zu dieser Gruppe gehörigen Formen, welche obligate Anaërobionten sind. Ausser dem *Bacillus Amylobacter* van Tieghem (welcher vielleicht auch keine Einzelspezies darstellt) sind obligat-anaërobe Buttersäurebakterien von Botkin, Gruber, Perdrix, Flügge, Beijerinck, Chudiakow u. a. beschrieben worden, im ganzen etwa 18 verschiedene Arten. Von anderen Gärungsorganismen sei eine Bakterie, die Sumpfgasgärung hervorruft (Omeliansky), ferner *Spirillum desulfuricans* Beijerinck und verschiedene, die in Schlamm und unreinem Wasser leben (Popoff), genannt. Ferner die p. 115 erwähnte *Clostridium Pasteurianum* Winogradsky sowie einige sehr wichtige pathogene Bakterien wie *Bacillus Tetani* (Starrkrampfb.), *Bac. oedematis maligni*, *Bac. Chauveaui* (Rauschbrandb.), eine pyogene Bakterie (Fuchs) und vereinzelte andere. Es ist hier nicht die Absicht alle bekannten Arten aufzuzählen, da einige derselben weiter keine besondere Rolle spielen. Nur soll darauf aufmerksam gemacht werden, dass wir zur Zeit mehr obligat-anaërobe als obligat-aërobe Bakterien kennen.

Die grösste Anzahl der Bakterien gehört aber zu der dritten (und vierten) Gruppe, den fakultativen Anaërobionten. (und Aërobionten). Unter diesen finden wir fast alle wichtigeren pathogenen Arten wie die Milzbrandb. (*Bacterium anthracis*), die Diphtherieb. (*Bact. diphtheriae*) die Tuberkelbakterie (*Bact. tuberculosis*) die Typhusb. (*Bacillus typhi*) die B. der asiatischen Cholera (*Microspira Comma*), die bei der Lungenentzündung häufigste B. (*Bact. pneumoniae* Fränkel), die pyogenen Kokken (*Streptococcus pyogenes*, *Micrococcus pyogenes*) u. m. a.,

Digitized by Google

von Gärungsorganismen z. B. die Milchsäurebakterien und viele Fäulnisbakterien (*Bacillus vulgaris* Hauser), die photogenen und chromogenen Bakterien, welche jedoch in der Regel die Fähigkeit des Leuchtens und der Farbstoffbildung verlieren, wenn der Sauerstoff fehlt, ferner die von Lydia Rabinowitsch beschriebenen thermophilen Bakterien u. v. a. Gerade durch diese Fähigkeit, den freien Sauerstoff sowohl vertragen als entbehren zu können, kommen die fakultativen Anaërobionten und Aërobionten dazu, ihre grosse Rolle in der Natur zu spielen, indem sie ihre Lebenswirksamkeit nicht einzustellen brauchen, sobald der vorhandene Sauerstoff verbraucht ist. Dies trifft ja in den tierischen Körpern oder in den Medien, wo sie Gärungen hervorrufen, oft zu.

Es ist stark angezweifelt worden, ob es nun wirklich Lebewesen geben, die fortdauernd Oxydationsprozesse als Energiequelle entbehren können (permanent-obligate Anaërobionten). Die höheren (mehrzelligen) Tiere und Pflanzen sind ja nämlich alle obligate Aërobionten, und wenn sie trotzdem eine Zeit lang ohne freien Sauerstoff das Leben aufrecht zu halten und einen Stoffwechsel auszuführen vermögen (intramolekulare Atmung),[1]) so ist dieses immer als ein pathologisches Phänomen anzusehen, das, falls es fortdauert, den Tod zur Folge hat. Die Anaërobiose wäre dann vielleicht auch für die Bakterien nur ein vorübergehender und eigentlich abnormer Zustand. Andere meinten, dass die Bakterien auf irgend einer Weise bei den von ihnen erzeugten Gärungsprozessen den freien Sauerstoff aus den gärenden Stoffen auszulösen und denselben wie bei der normalen Respiration anzuwenden wüssten (Pasteur). Und wieder andere haben die Vermutung geäussert, dass sie während der Anaërobiose auf Kosten von aufgespeichertem, aus einem früheren aëroben Dasein stammenden Sauerstoff lebten (Beijerinck, Pfeffer).[2]) Es hat sich jedoch gezeigt, dass keine dieser Erklärungen zutrifft; es muss hingegen als endgültig

---

[1]) Siehe die Lehrbücher der allgemeinen Botanik.

[2]) Nach Untersuchungen, die im Laboratorium Pfeffers unternommen wurden, soll nachgewiesen sein, dass einige sonst ausgeprägt aëroben B. den Sauerstoff in loserer Bindung (wie das Haemoglobin) aufspeichern und dann auf Kosten desselben einige Zeit anaërob leben können.

Digitized by Google

bewiesen gelten, dass es wirklich Bakterien giebt, welche eine unbegrenzte Anzahl von Generationen hindurch in Medien leben und sich vermehren können, wo freier Sauerstoff sich durch die allerfeinsten Reaktionen nicht nachweisen lässt und wo das Vorhandensein desselben aus vielen anderen Gründen auch nicht anzunehmen ist. Einige der Anaërobionten sind nicht einmal Gärungserreger, so dass die Anaërobiose nicht notwendig an Gärungsprozesse geknüpft ist. Dagegen scheinen alle Anaërobionten im Nährsubstrat einen oder mehrere reduzierende Stoffe entschieden zu fordern (Beijerinck). Die anaëroben Bakterien müssen daher sicher ihr Leben auf eine ganz andere Weise als die aëroben führen, und sie haben sich ausserdem in der Regel dieser Lebensweise so angepasst, dass sie durch den freien Sauerstoff gelähmt oder gar getötet werden.

Was die fakultativ anaëroben Bakterien betrifft, so ist noch nicht festgestellt, ob einige derselben möglicherweise fortdauernd ohne freien Sauerstoff leben können oder ob sie dieses nur eine gewisse begrenzte Zeitdauer vermögen (temporär-fakultative Anaërobionten, Beijerinck). Da indes diese Gruppe im grossen und ganzen ausserordentlich plastisch ist, so erscheint es sehr denkbar, dass die verschiedenen Arten sich in dieser Beziehung äusserst verschieden verhalten. Anderen scheint der anaërobe Zustand der normale, der aërobe nur ein gelegentlicher zu sein (fakultative Aërobionten), und dies würde ja nach dem vorhergehenden an und für sich nichts Besonderes darbieten.

Wenn die Bakterien sich so verschieden dem freien Sauerstoff gegenüber verhalten, so kommt dies sicher davon, dass für die einzelnen Arten unter bestimmten Kulturbedingungen ein Optimum, Maximum und Minimum der Sauerstoffspannung existiert, d. h. dass sie unter einem bestimmten Sauerstoff-Partialdruck am besten gedeihen und verschiedene Empfindlichkeit gegen Variationen desselben besitzen. (Dasselbe ist mit höheren Pflanzen und Tieren auch der Fall.) Während z. B. einige vorzüglich in einer reinen Sauerstoff-Atmosphäre gedeihen oder sogar Sauerstoff vom Druck mehrerer Atmosphären vertragen, gedeihen andere (die obligat aëroben Schwefelbakterien) bei einer Sauerstoffspannung, welche etwas unter die gewöhnliche der Atmosphäre liegt. Für die

Digitized by Google

obligaten Anaërobionten liegt das Optimum sogar bei 0^{mm} Sauerstoffspannung, selbst wenn sie einen Sauerstoffdruck von mehreren Millimetern vertragen oder sich an einen solchen gewöhnen können. Wie verschieden die Ansprüche in dieser Beziehung sind, illustrierte Beijerinck durch nebenstehende

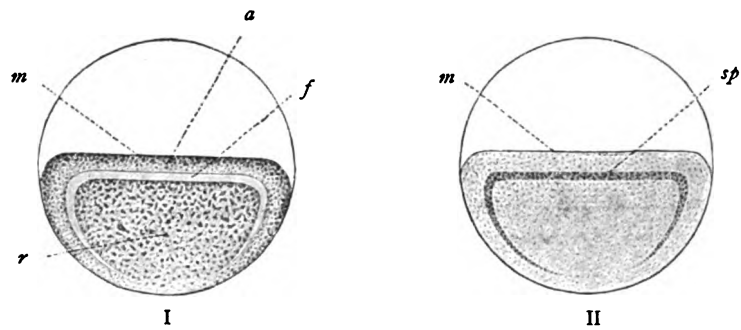


Fig. 111. „Atmungsfiguren." Drei mikroskopische Präparate in natürlicher Grösse. Die kreisrunden Deckgläschen liegen nicht horizontal, sondern bilden mit dem Objektträger einen spitzen Winkel. Hierdurch erhält der Tropfen die in den Figuren gezeigte Form; *m*, die Oberfläche (Meniscus). I zeigt, wie sich selbstbewegliche aëroben Formen verteilen; sie sammeln sich gegen die freie Oberfläche, wo die grösste Sauerstoffspannung ist (*a*); *f* ist eine bakterienfreie Zone; im Innern bei *r* befinden sich diejenigen, die ihr Bewegungsvermögen eingebüsst haben. — II zeigt die Ordnung solcher Formen, die eine niedrigere Sauerstoffspannung als die der Atmosphäre beanspruchen; sie sammeln sich bei *sp*; dies gilt für gewisse Spirillen. — III zeigt das Versammeln der Anaëroben an der Stelle, wo die Sauerstoffspannung am niedrigsten liegt (*an*).
(Nach Beijerinck.)

Figuren, wo verschiedenartige selbstbewegliche Bakterien sich in grösserem oder kleinerem Abstande von der Oberfläche eines Tropfens flüssigen Nährsubstrats, welche sich in einer

Digitized by Google

sauerstoffhaltigen Atmosphäre befand, ordneten. Unter wechselnden Spannungen derselben bewegten sie sich aus und ein; äusserst befanden sich solche, die Sauerstoff von grosser Spannung bedürfen, innerst die Anaërobionten („Atmungsfiguren." Siehe Fig. 111.)

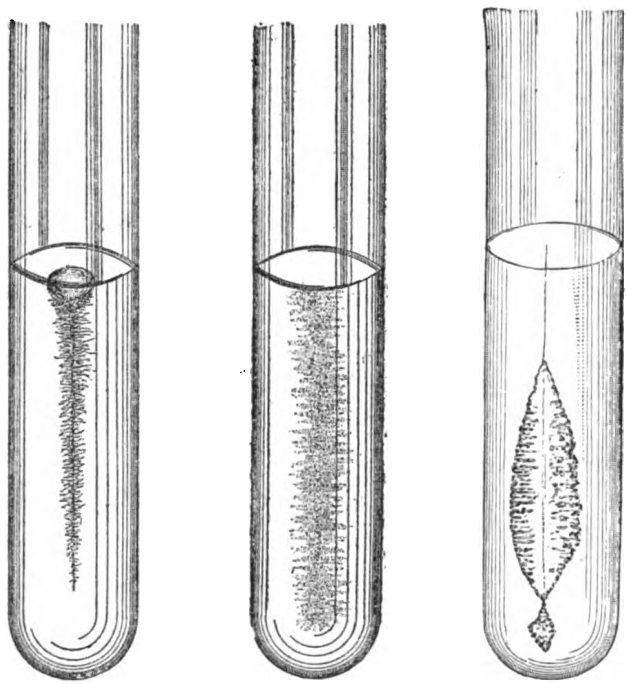


Fig. 112. A. **Aërober Typus,** Milzbrand (*Bact. Anthracis* Koch). (Nach Migula.) B. **Fakultativer Anaërobiont,** Schweinerotlauf (*Bact. rhusiopathiae* Kitt). (Nach Migula.) C. **Anaërober Typus,** Starrkrampf (*Bacillus Tetani* Nicolaier). (Nach Ball.)

In neuerer Zeit ist es gelungen, die streng anaëroben pathogenen Formen *Bac. Tetani, Bac. Chauveaui* und *Bac. oedematis maligni* sowie mehrere Buttersäurebakterien bei recht bedeutenden Sauerstoffspannungen zu züchten (Kitt, Penzo,

Digitized by Google

Kedrowsky, Chudiakow). Eine obligat anaërobe Buttersäurebakterie *Bactridium butyricum* Chudiakow konnte wohl bei einem Luftdruck von 5^{mm} Höhe, bei 10^{mm} dagegen nicht wachsen, wogegen *Bac. Amylobacter* van Tieghem bei einem Druck von 10^{mm}, dagegen nicht bei 15^{mm} zu wachsen vermochte. Und die erstere dieser Formen konnte durch fortgesetzte Kulturen unter allmählich gesteigertem Luftdruck sich an eine Spannung von 50^{mm} gewöhnen und vielleicht noch höher hinauf gebracht werden, was aber nicht versucht wurde. *Bacillus oedematis maligni* und *Bac. Tetani* konnten noch bei 20^{mm}, *Bac. Chauveaui* sogar bei 40^{mm} Gasdruck wachsen (Chudiakow). Ja, es soll gelungen sein, durch Angewöhnung an immer grösser werdende Sauerstoffmengen von diesen Arten Rassen zu züchten, die nicht streng anaërob sind, sondern bei gewöhnlichem Luftdruck gezüchtet werden können (Kitt, Kedrowsky).

Andererseits gelang es, den obligat aëroben *Bac. subtilis* bei 10^{mm} Gasdruck (nicht aber bei 5^{mm}) zu züchten, jedoch nur auf einem hierfür besonders günstigen Nährboden (Dextrose-Pepton). Sonderbar ist es, dass die nämliche Bakterie sich auch in komprimiertem Sauerstoff (vom Druck 3 Atmosphären) züchten lässt; sie richtete aber jetzt ganz andere Ansprüche an das Nährsubstrat. In Dextrose-Pepton fand gar keine Entwickelung statt, wohl aber in Glycerin-Pepton, Glycerin-Dextrose oder Pepton allein. Es zeigte sich, dass Dextrose-Kalisalpeter im reinen Sauerstoff ein weit besserer Nährstoff war als in der atmosphärischen Luft (Chudiakow). (Über das gegenseitige Verhältnis zwischen dem Sauerstoff und den übrigen Nährstoffen siehe p. 127—128.)

Wie sich die Bakterien dem Sauerstoff gegenüber verhalten, zeigt sich in der Praxis bei den üblichen Stichkulturen in festem Substrat (Agar, Gelatine) wie die nebenstehende Figur 112 illustriert. Hat man Mischkulturen von aëroben und anaëroben Formen, werden sich die ersteren am besten an der Oberfläche, die letzteren nur in den unteren Schichten entwickeln, wo sie oft eine Aufblähung des Agars bewirken

Digitized by Google

können, welche aus der mit den Gärungsprozessen folgenden Gasentwickelung herstammt.

Aus dem obigen geht hervor, dass der freie Sauerstoff in gewissen Fällen den Bakterien ein Gift ist und dann zu ihren Lebensansprüchen nicht gehört. Man vergleiche daher den eben behandelten Abschnitt mit einem späteren: Über den Einfluss der Gifte (Antiseptika) auf die Bakterien (§ 2, 7).

B. Die Temperatur.

Der kosmopolitische und sozusagen allgegenwärtige Charakter der Bakterien wird zum grossen Teil dadurch bedingt, dass sie Repräsentanten haben, die fast alle Temperaturen, denen sie die Erdoberfläche aussetzt, vertragen, und die bei Temperaturen zwischen 0^0 und 75^0 wachsen und sich vermehren können. Da selbst die tiefsten Kältegrade (z. B. gefrorener Sauerstoff von $\div 213^0$) nicht alle Bakterien tötet — ja nicht einmal ihre vegetativen Formen —, und da Wachstum und Vermehrung bei 0^0 geschehen können, so ist die Möglichkeit für Bakterienleben an den Polen nicht ausgeschlossen. Natürlich ist es nur eine begrenzte Anzahl Arten, die hier gedeihen können, so dass hier die Bakterienvegetation wie jede andere Vegetation höchst kümmerlich wird; sie spielt jedoch sicher keine ganz geringe Rolle, namentlich in den Polarmeeren, wo sie tote Fische und andere Seetiere in die für den Kreislauf der Stoffe so wichtige Fäulnis versetzen (Levin, s. III. Kap. § 1). — Andererseits können andere Bakterien, die bei den hohen Temperaturen gedeihen können, in solchen Gegenden ihre Lebensfunktionen ausführen, wo die Sonne den Erdboden versengt, oder wo aus anderen Gründen eine hohe natürliche Wärme herrscht (heisse Quellen).

Das Verhalten der Bakterien den extremen Temperaturen (Kälte und hoher Wärme) gegenüber, wird an anderem Ort behandelt werden § 2, 2). Hier besprechen wir nur diejenigen Temperaturen, innerhalb welcher sich das Bakterienleben entfaltet, Wachstum und Vermehrung geschehen

Digitized by Google

und die besonderen Lebensfunktionen aufgeführt werden. Wir müssen alsdann bemerken, dass die Bakterien nicht, etwa wie die höheren Tiere, ihre Eigenwärme regulieren können, sondern dass sie überall, wo sie nicht gerade eine lebhafte Gärung oder einen anderen wärmeentwickelnden Prozess (siehe § 3, 3) hervorrufen, dieselbe Temperatur aufweisen wie das Medium, in dem sie vorkommen. Um so wichtiger für sie ist dann, dass sie in der Regel recht grosse Variationen der Temperatur vertragen können.

Das Bakterienleben floriert freilich nicht gleich lebhaft überall innerhalb der erwähnten Temperaturgrenzen, sondern es giebt ein Temperaturminimum und -maximum, wo die Entwickelung beziehungsweise anfängt und aufhört und zwischen denselben ein Temperaturoptimum, wo

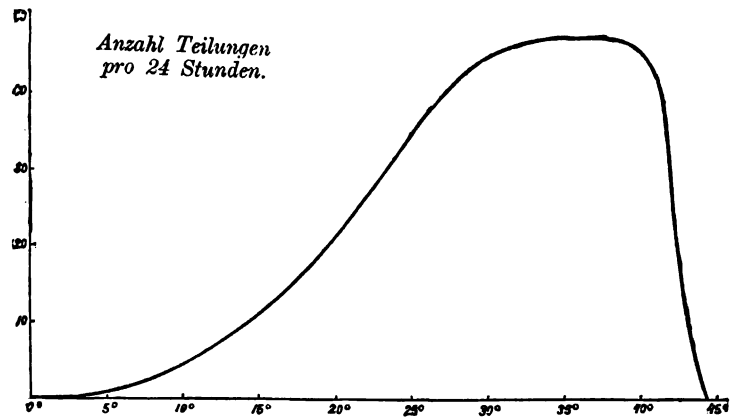


Fig. 113. Kurve den Einfluss der Temperatur auf die Vermehrungsgeschwindigkeit einer gewöhnlichen pathogenen Bakterie darstellend. Schematisch.

sich das Leben am intensivsten entfaltet. Bezeichnet man die Wirkung durch ein Kurvensystem, wo Wachstum, Vermehrung, Gärungsfähigkeit u. s. w. als Ordinate eingetragen werden, während die Temperatur auf der Abscissenachse angegeben wird, so steigt in der Regel die Kurve allmählich und langsam vom Minimum zum Optimum hinauf, welches jedoch öfter

Digitized by Google

durch eine Linie als durch einen Punkt angegeben werden muss; das heisst: innerhalb eines gewissen Temperatur-Spielraumes verläuft die Kurve ungefähr parallel mit der Abscissenachse, bis sie plötzlich bei einer bestimmten Temperatur jäh fällt und nach einer Temperaturerhöhung von 1—5 Graden die Abscissenachse wieder erreicht (Maximum). Man muss daher oft von einer Optimalzone statt von einem Optimalpunkt sprechen. (Fig. 113.)

Die verschiedenen Lebensprozesse sind indes nicht in demselben Verhältnis von der Temperatur abhängig, und es fällt daher oft schwer, festzustellen, welcher Wärmegrad für die ganze Lebenswirksamkeit einer Bakterie der günstigste ist. Funktionen wie Wachstum und Vermehrung, Sporenbildung, Bewegung, Farbstoffbildung, Phosphoreszenz, Giftproduktion, Gärungsfähigkeit u. s. w. können jede ihre Temperaturkurve besitzen. So ist es oft der Fall, dass eine einzelne Funktion sich nur innerhalb weit engerer Temperaturgrenzen entfaltet als andere. Die meisten der bisher angestellten Untersuchungen über die Temperaturansprüche ergeben daher auch nur, wie es sich mit Wachstum und Vermehrung verhält. Hierzu ist noch zu bemerken, dass die für diese Funktionen geltenden Temperaturgrenzen sich nach der Art und Reaktion des Nährbodens, nach dem Vorhandensein oder Fehlen des freien Sauerstoffs verschieben lassen. Es wird somit sehr schwer, etwas allgemeines anzugeben, und jede Angabe muss von einer Darlegung der übrigen Kulturbedingungen begleitet sein, um reellen Wert zu erhalten. Und es ist nicht sicher, dass die Temperatur, bei welcher Wachstum und Vermehrung am schnellsten geschehen, gerade die günstigste ist. Jedenfalls ist bekannt, dass sich die Bakterien bei Temperaturen, die über dem, was man als ihre Optimum bezeichnen muss, liegen, sowohl oft sehr lebhaft teilen als auch zu Riesen-(Involutions)formen heranwachsen, die als Degenerationszeichen anzusehen sind (siehe p. 80—81). Im Zusammenhang hiermit möge erwähnt werden, dass die Milzbrandbakterie in Kulturen auf gewissen künstlichen Substraten sein Optimum

Digitized by Google

zwischen 20° und 25° hat, während sie gerade ihre pathogenen Eigenschaften bei 37°—39° unter seinem Aufenthalt in den Körpern warmblütiger Tiere entfaltet, und dass *Bacillus ramosus* Frankland, der im verhältnismässig kalten Wasser der Themse lebt, in Kulturen am besten bei 30°—40° wächst; gerade bei 39° geschieht das Wachstum am allerschnellsten, obwohl das Maximum just daneben liegt, denn bei 40° wird die Bakterie getötet (siehe Fig. 113). Von diesem Gesichtspunkte aus müssen die in dem folgenden gegebenen Zahlen nicht als unter allen äusseren Verhältnissen geltend aufgefasst werden.

Während eine von Globig gezüchtete Erdbakterie gleich gut bei 15° und 68° wuchs, gedeiht die Tuberkulosebakterie nur zwischen 29° und 41° mit 37°—38° als Optimaltemperatur.[1]) Das Intervall zwischen Minimum und Maximum kann also von höchst verschiedener Grösse sein. Man kennt nicht ganz wenige Bakterien, die bei 0° wachsen (leuchtende Meerbakterien B. Fischer, Forster) und noch mehrere, die ihr Wachstum bei wenigen Graden über Null anfangen; diese haben dann gern ihr Optimum bei 15°—20° und ihr Maximum bei 30°–40° (psychrophile B.).

Im Gegensatz hierzu stehen die sogenannten thermophilen Bakterien, die in der Regel nicht unter 40°—45° wachsen, bei 50°—70° am besten gedeihen, und bisweilen bei Temperaturen von annähernd 75°, also über die Gerinnungstemperatur der bekannten Eiweissstoffe, wachsen können. Diese höchst sonderbaren Bakterien kommen sehr häufig in den obersten Schichten des Erdbodens, in den Exkrementen, im Darm von Menschen und Tieren, in unreinem Wasser, warmen Quellen[2]) u. s. w. vor, obendrein oft in nördlichen

---

[1]) In neuester Zeit soll es jedoch gelungen sein, die Tuberkelbakterie bei gewöhnlicher Temperatur zu züchten, wenn sie einige Zeit Blindschleichen eingeimpft gewesen war.

[2]) Ausser Bakterien hat man mehrere grünen und blaugrünen Algen, ja sogar Krebs- und Rädertierchen gefunden, welche die hohen Temperaturen vertragen können. *Cyanophyceen* (*Hapalosiphon laminosus*) wurden vegetierend in Wasser von über 90° beobachtet.

Digitized by Google

Ländern wie z. B. Norwegen, so dass man sich wundern muss, dass ihnen die zu ihrem Wachstum notwendige hohe Temperatur dort überhaupt zu Teil wird. Globig erklärte das Rätselhafte hierin, indem er darauf hinwies, dass die obersten Erdschichten oft durch direkte Sonnenbeleuchtung sehr stark erwärmt werden, während M'Fadyean & Blaxall meinten, dass die nötige Wärme den durch gewöhnliche Fäulnisbakterien eingeleiteten Gärungprozessen entstamme; diese Formen würden dann später von den thermophilen Arten abgelöst. Und endlich hat Lydia Rabinowitsch nachgewiesen, dass die im Darm von Menschen und Tieren vorkommenden Arten bei einer tieferen Temperatur (34^0-44^0) wachsen können, wenn sie gegen den Zutritt des Sauerstoffs geschützt werden (anaërob leben), und da ja dies sehr leicht im tierischen Organismus, oder etwas unter der Erdoberfläche und an ähnlichen Stellen stattfinden kann, so lässt sich ihr stetes und häufiges Vorkommen hierdurch erklären.

Zwischen diesen Extremen befindet sich das Gros der Bakterien, übrigens mit allen möglichen Abstufungen. Hierher gehören die gewöhnlichen Gärungsorganismen sowie die pathogenen Formen, deren Temperaturgrenzen ein grösseres Interesse darbieten.

	Minimum	Optimum	Maximum
Bacillus subtilis	6^0	30^0	50^0
Microspira Comma	8^0-12^0	37^0	40^0
Bact. anthracis	12^0	37^0 (20^0-25^0)	43^0-45^0
Bact. diphtheriae	18^0-20^0	33^0-37^0	40^0
Bact. influenzae	26^0-27^0	37^0	43^0
Bact. tuberculosis	29^0	37^0-38^0	41^0

Von obigen Bakterien sind die drei letzten in ihrer Entwickelung von einem parasitischen Dasein absolut abhängig, weshalb bei allen ihr Optimum in der normalen Bluttemperatur des Menschen liegt und ein nur sehr geringer Abstand zwischen Minimum und Maximum besteht. Die Milzbrandbakterien

Digitized by Google

leben ausser parasitisch wahrscheinlich auch saprophytisch in der freien Natur, und die Cholerabakterie kann eine kürzere Zeit z. B. in Flusswasser das Leben fristen. *Bacillus subtilis* dagegen, welcher immer ausserhalb des lebenden Organismus lebt, hat sich niederen Temperaturen angewöhnt, doch mit einem ungewöhnlich grossen Intervall zwischen Minimum und Maximum (5°—ca. 57°).

Ein weiterer Grund dafür, dass die meisten Zahlenangaben über die Temperatur mit einem gewissen Vorbehalt aufgenommen werden müssen, ist der, dass man die Bakterien allmählich an höhere oder niedere Temperaturen als die gewöhnlichen adaptieren kann. Wie sie alsdann oft Eigenschaften wechseln, ja sogar neue Rassen bilden, d. h. neue erbliche Merkmale erwerben, wird später (§ 4) besprochen werden.

C. Andere physikalische Faktoren.

Was das Licht, die Elektrizität, Druckverhältnisse u. s. w. betrifft, so sind die Ansprüche der Bakterien am ehesten negativer Art, d. h. sie fordern z. B. Abwesenheit eines zu starken Lichts, zu hoher elektrischer Spannungen, welche ihnen schaden können u. dgl. Das Licht ist, wie später (§ 2, 3) entwickelt wird, den Bakterien in der Regel in hohem Grade schädlich, und zwar besonders die brechbarsten Strahlen des Spektrums. Eine Ausnahme gilt vielleicht für die roten Schwefelbakterien und die grünen Bakterien, wenn diese wirklich im Stande sind, Kohlensäure und Wasser durch Beihülfe des Lichts zu assimilieren, wie Engelmann behauptet (p. 110—111). Derselbe Forscher giebt auch an, dass das Bewegungsvermögen bei seinem *Bacterium photometricum* (einer *Chromatium*art) vom Licht abhängig sein sollte, aber auch hier widerspricht ihm Winogradsky, welcher höchstens einen Einfluss auf die Bewegungsrichtung der betreffenden Bakterien konstatieren konnte (siehe hierüber § 3, 2).

Es giebt kaum eine Bakterie, welche für ihr Gedeihen eine bestimmte elektrische Spannung im Nährboden fordert, wenn sie auch oft verhältnismässig hohe Grade einer

Digitized by Google

solchen verträgt (siehe § 2, 5). Und obgleich es Bakterien auf sehr grossen Meerestiefen oder in stark bewegten Medien giebt, so ist es darum nicht erwiesen, dass hohe Druck- oder bestimmte Bewegungszustände zu den Lebensansprüchen der betreffenden Bakterien gehören. Möglicherweise können dergleichen Verhältnisse auf die Einwirkung anderer Faktoren einen modifizierenden Einfluss ausüben. Aber hierüber näheres im folgenden Paragraphen.

§ 2. Die Lebensverhältnisse.

Je nach der Beschaffenheit der Umstände, welche die Bakterien als wildwachsende Pflanzen in der freien Natur antreffen, oder welche ihnen der Mensch darbietet — mag er sie nun als Kulturpflanzen züchten oder als Todfeinde zu vertilgen suchen — je nachdem also können die Lebensverhältnisse der Bakterien von zufälliger oder willkürlicher Natur sein. In der Natur müssen die Bakterien den allgemeinen Kampf ums Dasein, den Kampf um Nahrung und Platz, wider Austrocknung, hohe und niedere Temperaturen, Licht oder schädliche Stoffe kämpfen. Ferner bekriegen sie einander gegenseitig oder andere Organismen, oder wenn sie in denselben schmarotzen, machen ihnen oft hier ganz besondere Zellen (die Phagocyten) das Leben sauer u. s. w. Trotz ihrer Kleinheit sind sie nun oft recht gut zu diesem Kampfe gewappnet. Es ist hinreichend bekannt, wie Menschen und Tiere so oft diesen „unsichtbaren" Feinden unterliegen müssen, und die Erfahrung hat uns gelehrt, dass die Bakterien nicht nur anderen Organismen gegenüber mächtig sind, sondern dass sie auch in ganz besonderem Grade vor diesen gegen äussere schädliche Einwirkungen widerstandsfähig sind. Wir werden uns in diesem Paragraphen oft mit ihrer in dieser Beziehung rein verblüffenden Widerstandsfähigkeit zu beschäftigen haben. Vorläufig mag nur erwähnt werden, dass sie in der Sporenform und ähnlichen Ruhezuständen ihre wichtigsten Schutzmittel haben, d. h. wenn sich die schädlichen äusseren Ver-

Digitized by Google

hältnisse einfinden, stellen sie so weit als möglich alle Lebensthätigkeit ein und harren im Ruhestande der besseren Zeiten.

Seitdem die Bakterien entdeckt wurden, fanden sie im Menschen einen neuen und gefährlichen Feind, ausgenommen in denjenigen Fälle, wo er sie in seinen Dienst nahm und als Kulturpflanzen züchtete. Der Hauptendzweck der bedeutenden Arbeit der Bakteriologen in den letzten 30—40 Jahren war eben, die Mittel zu finden, um den tödlichen Schlag gegen diejenigen Bakterien zu führen, welche Seuchen und Tod über Mensch und Tier bringen, und glücklicherweise stehen uns zur Zeit nicht wenige effektive Mittel der Art zu Gebote. Mit einem gemeinsamen Wort benennt man sie Desinfektions- oder Sterilisationsmittel, und die Anwendung derselben hat die grössten Fortschritte sowohl in der allgemeinen Hygiene und Chirurgie als auf verschiedenen Gebieten des praktischen Lebens herbeigeführt. Erst durch die Sterilisationsmittel gelang die Reinzucht der Bakterien, wodurch das genaue Studium der morphologischen und biologischen Eigentümlichkeiten der einzelnen Arten möglich ward. Da ja die Bakterien so zu sagen allgegenwärtig sind, gilt es, wenn man eine einzelne Art reinzüchten will, erst alle anderen zu töten und durch die Sterilisation des Substrats gegen das Eindringen unerwünschter Arten in die Kultur zu sichern.[1])

Bei der Desinfektion z. B. begnügt man sich also nicht damit, alle an und für sich gefährlichen Formen (die pathogenen) zu töten, sondern alle anderen vielleicht unschädlichen oder gar nützlichen erleiden dasselbe Schicksal, wie man ja auch bei der Reinzucht von pathogenen Formen gerade dieselben auf Kosten der übrigen schont.

Die Kenntnis derjenigen Verhältnisse, unter denen die Bakterien getötet werden, sei es in der freien Natur selbst, sei es, dass sie von uns künstlich hervorgerufen werden, ist daher von der grössten Wichtigkeit, wie sich auch ein bedeutendes

---

[1]) Über Kulturmethoden, Sterilisation und Desinfektion, siehe die Leitfäden der bakteriologischen Technik.

Digitized by Google

Interesse an die Untersuchung knüpft, welche Einflüsse gewisse Faktoren auf die Lebenswirksamkeit haben können, Faktoren, die zwar an und für sich nicht todbringend wirken, aber auch nicht zur normalen Lebensführung der Bakterien beansprucht werden.

1. Nahrungsmangel. Austrocknung.

Aus dem vorhergehenden Abschnitt über die Nährstoffe geht hervor, dass beim Fehlen der notwendigen Nahrung auch keine Bakterienentwickelung stattfindet. In der freien Natur trifft es oft zu, dass die Bakterien nicht eben die geforderte Nahrung finden, und viele gehen daher aus Mangel an Nahrung, aus Hunger zu Grunde. Wie wir auch früher sahen, kann dies auch dann eintreten, wenn nur ein einzelner Nährstoff fehlt, selbst wenn derselbe nur in minimalen Mengen beansprucht wird. Auch wurde früher erwähnt, dass die Bakterien nur ihre Nahrung in gelöstem Zustande assimilieren können. Selbst der reichste Überfluss an vorzüglichen Nährmitteln wird daher nutzlos, wenn nicht genügend Wasser vorhanden ist, um die Nahrung löslich zu machen. Und da gerade in der freien Natur oft Wassermangel eintritt, ist Austrocknung einer der Faktoren, welcher am häufigsten die Entfaltung des Bakterienlebens verhindert, ausserdem dass er bei manchen Arten einen baldigen Tod herbeiführt. Innerhalb der verschiedenen Arten ist jedoch die Widerstandsfähigkeit gegen Austrocknung höchst verschieden. Am übelsten daran in dieser Beziehung sind im allgemeinen diejenigen Formen, die keine Sporen bilden, obgleich sich unter diesen Ausnahmen finden, die von den sporenbildenden nicht übertroffen werden. Die Tuberkulosebakterie kann z. B. bis zu einem halben Jahr Austrocknung vertragen. Doch wird die vegetative Zelle in der Regel schnell sterben, wenn sie einer intensiven Austrocknung ausgesetzt wird, und wenn sie derselben längere Zeit widerstehen kann, so muss man annehmen, dass sie sich durch besondere Mittel (Membranverdickungen u. dgl.) zu schützen

Digitized by Google

weiss („Dauerzustände"). Dies ist z. B. mit der Tuberkulose-, Diphtherie- und Typhusbakterie, *Micrococcus pyogenes* u. a. pathogenen Arten der Fall. Die erste kann sich im Luftstaube 3—4 Monate lang entwickelungsfähig erhalten und auf diese Weise Gelegenheit finden, von einem Individuum auf ein anderes gebracht zu werden. Die Diphtherie- und Typhusbakterien können sich jedenfalls einige Wochen, selbst bei der stärksten Austrocknug lebendig halten. Allein von einer Entwickelung im Freien ist natürlich hier keine Rede. — Im Gegensatz zu diesen wird das ebenfalls sporenfreie Choleraspirill bei einer Austrocknung von 3—4 Stunden getötet, während sie sich in Flusswasser 3—4 Wochen am Leben halten kann (Koch). Noch empfindlicher gegen Austrocknung sollen *Bacterium pneumoniae* Fränkel sowie einige im Wasser wachsende Spirillen sein. Hingegen müssen diejenigen Bakterien, welche spontane Gärungen hervorrufen, wie die Milch-, Buttersäure-, und Fäulnisbakterien, lange andauernde Austrocknung und Passage mit dem Luftstaube vertragen können, da sie ja überall, wo nur eine passende Temperatur herrscht, Gärungen in Milch und Eiweissstoffen hervorrufen.

Die sporenbildenden Arten besitzen oft eine sehr grosse Widerstandsfähigkeit gegen Austrocknung. Sporen von *Bacillus Megatherium* wuchsen nach dreijähriger Austrocknung aus (Swan), ja Milzbrandsporen keimten sogar, nachdem sie 10 Jahre an einem trockenen Ort gelegen hatten. Von anderen sporenbildenden pathogenen Arten mögen hier noch der Tetanusbacillus erwähnt werden, welcher im Erdboden allgemein verbreitet ist und sicher oft hier Austrocknung ausgesetzt ist, ferner die beiden anderen anaëroben Arten: *Bacillus oedematis maligni* und *Bacillus Chauveaui.* Wie früher erwähnt, wirkt der Sauerstoff auf die vegetativen Zellen dieser Formen tötend; die Sporen dagegen, welche im Trockenzustande dem freien Zutritt des Sauerstoffs zugleich ausgesetzt sind, vertragen auch diesen längere Zeit.

Digitized by Google

2. Extreme Temperaturen.

In einem vorhergehenden Abschnitt wurde dargelegt, innerhalb welcher Grenzen sich das Bakterienleben entfalten kann, sowie die Abhängigkeitsverhältnisse der Entwickelung den Temperaturen gegenüber. Es fragt sich nun, wie sich die Bakterien verhalten, wenn diese Grenzen überschritten werden, ob das Stocken der Entwickelung dann zugleich die Vernichtung des Lebens selbst bedeutet.

Dies ist indes meistens nicht der Fall. Ausserhalb dieser Grenzen treten die Bakterien in einen Ruhezustand über und können in demselben oft unglaublich viel Kälte und Wärme vertragen.

Zwar sind, wo die Rede von den Wirkungen der Temperatur ist, mehrere anderen Verhältnisse mit in Betracht zu ziehen, nämlich 1. der Zustand der Bakterien, ob sie feucht oder eingetrocknet, ob es vegetative Zellen oder Sporen, junge oder alte Kulturen sind; 2. die Zeitdauer der Einwirkungen; 3. der atmosphärische Druck, unter dem die Wärme wirkt (trockene, zusammengepresste Luft, gespannte und überhitzte Wasserdämpfe u. s. w.); 4. die Natur des Mediums, ob sauer, neutral oder alkalisch reagierend u. dgl.; 5. ob die Bakterien ein einziges oder zu wiederholten Malen einem bestimmten Wärmegrad ausgesetzt werden; 6. ob der Sauerstoff Zutritt hat oder nicht etc. Diese Verhältnisse greifen nämlich auf den Einfluss der Temperatur modifizierend ein, namentlich da, wo es die hohen Wärmegrade gilt, die in der Praxis besondere Bedeutung haben.

Tiefen Temperaturen gegenüber zeigen die Bakterien eine rein erstaunliche Widerstandsfähigkeit. Während Wachstum und Vermehrung in der Regel einige Grade über Null aufhören, und nur in Ausnahmefällen noch bei dieser Temperatur geschehen, können selbst die empfindlichsten pathogenen Bakterien oft eine Abkühlung weit unter dem Gefrierpunkt vertragen. So verlor die Tuberkulosebakterie nicht

Digitized by Google

ihre Wachstumsfähigkeit nach 17 tägigem Aufenthalt in einer Temperatur, die am Tage + 10° war, des Nachts aber auf ÷ 7° herabsank (Galtier); selbst Temperaturschwankungen hatten keinen Einfluss. Die Cholerabakterie verträgt es, bei ÷ 14° zu überwintern (Babes), und Kasansky fand Diphtherie- und Pestbakterien nach 118 tägigem Aufenthalt in einer Kälte von ÷ 31° am Leben, obgleich die letzteren 8 mal aufgetaut und wieder gefroren waren. Und doch sind die nämlichen Arten nicht sporenbildend; es ist die vegetative Zelle selbst, die dergleichen Kältegrade verträgt. Und sporenfreie Milzbrandbakterien vermögen, ohne ihre Virulenz zu verlieren, eine 12 tägige ununterbrochene Abkühlung von ÷ 27° auszuhalten (Klepzoff). Allein selbstverständlich werden auch in dieser Beziehung die vegetativen Zellen von den Sporen übertroffen. Sporen von Milzbrand- und Heubakterien waren nach einem 20 stündigen Aufenthalt bei ÷ 130° oder einem 108 stündigen bei ÷ 70° noch keimfähig; die erstere hatte sogar ihre Virulenz behalten; die vegetativen Zellen derselben Bakterien starben dagegen bei dieser Behandlung. Es wird sogar angeben, dass Milzbrandsporen und *Micrococcus pyogenes* nicht getötet wurden, ja nicht einmal ihre Eigenschaften änderten bei einem Aufenthalt von 5—15 Minuten in flüssiger Luft von ÷ 182 bis ÷ 210° (J. Meyer).

Was die hohen Temperaturen betrifft, so vertragen die Bakterien in trockenem Zustande weit höhere Temperaturen als im feuchten, und da trockene warme Luft dieselben gerade austrocknet und dadurch ihre Widerstandsfähigkeit erhöht, so wirkt sie weniger tötend als Flüssigkeiten und Wasserdämpfe von derselben Temperatur. Die Ursache der grösseren Widerstandsfähigkeit der trockenen Zellen ist in der Thatsache zu suchen, dass das Zellplasma nur mit einem gewissen Wassergehalt koaguliert. Der stark konzentrierte und wasserarme Protoplasma-Eiweissstoff ändert bei den hohen Temperaturen seine Konsistenz nur wenig, bevor er teilweise verkohlt oder verbrennt. Der Unterschied tritt in folgendem Beispiel deutlich hervor: Milzbrandsporen werden schon nach

Digitized by Google

2 minutenlangem Kochen (100°) getötet, während sie trocken bei 140° erst nach 3 stündiger Einwirkung getötet sind. Und was den Unterschied zwischen der Widerstandsfähigkeit der vegetativen Zellen und der Sporen hohen Temperaturen gegenüber betrifft, so kann man im allgemeinen sagen, dass die Hauptanzahl der ersteren in feuchtem Zustande unter 100°, die Hauptanzahl der letzteren erst über 100° getötet werden, sofern es sich im letzteren Falle nur um eine kürzere, wenige Minuten dauernde, Erhitzung handelt.

Da es im praktischen Leben bei Sterilisationen und Desinfektionen von grösster Wichtigkeit ist, die Temperaturen zu kennen, bei denen die Bakterien unter gewöhnlichen Verhältnissen getötet werden, so geben wir hier eine Reihe von Zahlen, die für einige der gewöhnlichsten oder gefährlichsten Arten Geltung haben, indem wir sporenfreie und sporentragende Arten scharf aus einander halten.

Von den sporenfreien Zellen gilt oft, dass die tötende Temperatur nur wenig höher als die Maximaltemperatur für Wachstum und Vermehrung liegt.

Nach 20 Minuten waren z. B.:

Bacterium anthracis	bei 50° [1])	getötet	(Chauveau)
Bacterium tuberculosis	„ 60°	„	(Bonhoff)

Nach 10 Minuten waren

Microspira Comma	bei 52°	„	(Sternberg)
Streptococcus pyogenes	„ 54°	„	(Sternberg)
Bacterium anthracis	„ 54°	„	(Chauveau)
Bacterium mallei	„ 55°	„	(Löffler)
Bacillus typhi	„ 56°	„	(Sternberg)
Pseudomonas pyocyanea Gessard	„ 56°	„	(Sternberg)
Bacterium acidi lactici Hueppe	„ 56°	„	(Sternberg)
Micrococcus pyogenes	„ 58°	„	(Sternberg)
Bacterium murisepticum	„ 58°	„	(Sternberg)

[1]) Die Angaben gelten für frische Kulturen.

Digitized by Google

Bact. rhusiopathiae	bei 58°	getötet	(Sternberg)
Bacillus prodigiosus	„ 58°	„	(Sternberg)
Micrococcus gonorrhoeae	„ 60°	„	(Sternberg)
Bacterium diphtheriae	„ 60°	„	(Löffler)

Nach 5 Minuten bei 70° wurden folgende Bakterien getötet:

Tuberkulose, Milzbrand, Typhus, Cholera, Mäusetyphus, Hühnercholera, Schweinerotlauf sowie Eiterkokken (Klein, Yersin).

Vereinzelte sind noch empfindlicher; über die Cholerabakterie wird angegeben, dass sie bei 55,5° nach 30 Sekunden getötet wird. Als praktische Regel kann aber festgestellt werden, dass pathogene sporenfreie Formen bei 5 minutenlanger Erhitzung auf 70° getötet werden. Hier wird also die sogenannte „Pasteurisierung," die in einer kurz dauernden Erhitzung zu Temperaturen unter dem Siedepunkt (70°—85°) besteht, bei der Sterilisation von Nahrungsmitteln, wo man eine Tötung der ansteckungsgefährlichen Keime erstrebt, eine völlig schützende Massregel sein. Milch muss am liebsten bis zu 85° erhitzt werden.

Die Sporen haben, wie erwähnt, stets eine grössere Widerstandsfähigkeit gegen höhere Wärmegrade als die vegetativen Zellen, namentlich im trockenen Zustande. Will man „trocken" sterilisieren, wobei man in der Regel starke Erhitzung vertragende gläserne oder metallene Geräte benutzt, so muss man $^1/_2$—1 Stunde lang bis 150° erwärmen, um eine ganz sichere Tötung aller Sporen zu erzielen. Denn wie oben gesagt, vertragen ja Milzbrandsporen eine Erwärmung auf 140° bis 3 Stunden, und es giebt andere Bakterien, deren Sporen ebenso zählebig sind.

Obgleich die meisten Sporen das Kochen vertragen, kann man jedoch eine Tötung erzielen, wenn hinreichend lange gekocht wird; die Widerstandsfähigkeit der verschiedenen Arten ist aber recht verschieden. Während die Milzbrandsporen nach 2 minutenlangem Kochen sterben, muss man die Sporen des

Digitized by Google

Heubacillus bis eine Stunde kochen, um einer Vernichtung aller sicher zu sein. Besonders widerstandsfähig sind gewisse Erdbakterien, die mit Unreinlichkeiten am Euter der Kühe oft in die Milch geraten. Christen fand z. B. Formen, die erst durch gespannte Wasserdämpfe

von	100°	nach	mehr als	16	Stunden
„	105°—110°	„	„ „	2—4	„
„	115°	„	„ „	30—60	Minuten
„	120°	„	„ „	5—15	„
„	125°—130°	„	„ „	ca. 5	„
„	140°	„	„ „	1	„

getötet wurden.

Durch Anwendung strömender Wasserdämpfe (Kochs Dampfsterilisationsapparat) hat man den Vorteil vor dem gewöhnlichen Kochen, dass die Hitze gleichmässiger durchs Substrat verteilt wird, und wenn die Erhitzung unter Druck, im Autoklave (Kochtopf Papins) geschieht, so erhält man Temperaturen von über 100° (gespannte Wasserdämpfe).

Endlich wendet man mitunter zur Sterilisation überhitzte Wasserdämpfe von über 100° bei normalem Druck an, da aber dieselben nicht gesättigt sind, gleichen sie in ihrer Wirkung der trockenen Luft und wirken nicht so kräftig sterilisierend wie gesättigte Dämpfe von 100°. Werden die Dämpfe mit Luft untermischt, so wird ebenfalls ihre sterilisierende Kraft geschwächt. — Es muss jedoch bemerkt werden, dass man auch sporentragende Bakterien töten kann, ohne gerade bis auf 100° oder darüber zu erhitzen. Wenn man an mehreren Tagen (5—6 mal) der Reihe nach je $^1/_2$ Stunde auf 70° erhitzt, wird doch jedes feuchte Substrat sterilisiert werden. Fast alle vegetativen Zellen sterben nämlich bei jeder derartigen Erhitzung, und in der Zwischenzeit werden die Sporen zu neuen vegetativen Zellen auskeimen. Wofern nun keine Zeit und Gelegenheit zu neuer Sporenbildung gelassen wird, lässt sich auf diese Weise die Tötung aller Bak-

Digitized by Google

terien erzielen (Tyndalls fraktioniertes Sterilisationsverfahren). Dieses Verfahren wird z. B. bei der Sterilisation von Serum angewandt, da dasselbe für Kulturzwecke eine Erhitzung zur Koagulationstemperatur der Albuminstoffe nicht verträgt.

Wenn verschiedene Forscher nicht immer zu denselben Ergebnissen bezüglich derjenigen Temperatur, bei welcher eine Bakterie nach einer gewissen Zeit getötet wird, gelangten, so mögen einer oder mehrere der oben erwähnten Nebenumstände in ihrer Versuchsanordnung verschieden gewesen sein. So werden in der Regel junge, lebenskräftige Kulturen, die gut ernährt (d. h. auf günstigem Boden gezüchtet) und in lebhafter Teilung begriffen sind, gegen hohe Temperaturen widerstandsfähiger sein, als alte geschwächte Zellen, die sich zu teilen aufgehört haben und bei denen von Sporen keine Rede ist; und innerhalb der einzelnen Art können Rassenverschiedenheiten sich geltend machen und das Resultat beeinflussen. So kann auch das Medium, in dem sich die Bakterien befinden, eine Rolle spielen. Während z. B. eine Kultur von Tuberkelbakterien in Glycerin bei 70° nach 5 Minuten getötet wird, können die Bakterien in tuberkulösem Gewebe eine Erhitzung zu 71° 10 Minuten vertragen (Galtier, Yersin). Zugleich ist die Reaktion des Mediums ein wichtiger Faktor. Saure Flüssigkeiten werden leichter als neutrale und alkalische sterilisiert, was natürlich auch von einer tötenden Wirkung der Säure selbst herrühren kann, indem diese unter der Erhitzung dissoziert wird. Hier ist aber ein Umstand, der Beachtung verdient, und den bereits Pasteur beobachtet hat. Selbst wenn alle Keime nicht durch Kochen zerstört werden, kann ein Substrat sich trotzdem anscheinend steril halten, wenn es einen schwachen Säuregrad besitzt, da dieser die Keimung der Sporen verhindert. Wenn aber einem solchen Substrat z. B. ein wenig Kalciumkarbonat hinzugesetzt

---

[1]) Über die Details des Sterilisationsverfahren siehe die Leitfäden der bakteriologischen Technik.

Digitized by Google

wird, so dass die Reaktion neutral oder schwach alkalisch wird, so kann das Auswachsen der Sporen anfangen. In Übereinstimmung hiermit ist es schwierig, Milch durch Kochen allein zu sterilisieren, da dieselbe schwach alkalisch reagiert, während Harn und Hefewasser, die schwach sauer reagieren, sich klar und anscheinend steril nach dem Kochen halten. Wenn aber den letzteren Kalciumbikarbonat hinzugesetzt wird, tritt oft Unklarheit ein, weil die Sporen nicht getötet, sondern nur am Auskeimen verhindert waren.

3. Das Licht.

Wenn auch das Licht ein entschiedenes Lebensbedürfnis für alle chlorophyllhaltigen Pflanzen ist, da sie ja nur bei dessen Vermittelung die Kohlensäure, ihren wichtigsten Nährstoff, assimilieren können, so kann trotzdem auch das Licht unter gewissen Verhältnissen und in gewissen Beziehungen denselben Pflanzen nachteilig sein. Manche vertragen z. B. nicht das direkte Sonnenlicht, und gedeihen nur im Schatten, andere schützen sich gegen starkes Licht durch einen dichten Filz von luftgefüllten Haaren, welche das Licht reflektieren, oder durch gelbe und rote Farbstoffe, welche eben diejenigen Bestandteile des Lichts absorbieren, die sich als die schädlichsten erwiesen haben (die blauen — ultra-violetten Strahlen). Der schädliche Einfluss kann z. B. in einer Herabstimmung der Wachstumsgeschwindigkeit (in den Stengeln der Dikotyledonen) oder in einer Destruktion des Chlorophylls bestehen, und es scheint, dass der nämliche Teil des Spektrums bei der Kohlensäureassimilation nicht weiter thätig ist, indem hier namentlich die roten und gelben Strahlen funktionieren.

Was die Bakterien betrifft, die ja in der Regel das Licht zur Kohlensäureassimilation nicht benutzen (Ausnahmen siehe p. 110—111), so kann es a priori nicht wundern, wenn das Licht hauptsächlich nachteilig wirkt. Zahlreiche Versuche haben auch bestätigt, dass es nicht nur ihr Wachstum hemmt

Digitized by Google

und ihren verschiedenen Lebensfunktionen schadet, sondern dass es sie auch oft tötet.

Zwar kommt es darauf an, was man unter Licht versteht, ist ja doch dieser Begriff recht zusammengesetzt. Wie die verschiedenen Temperaturgrade höchst verschieden wirken, so auch die verschiedenen Lichtgrade. Die genannten Eigenschaften des Lichts machen sich nur bei oder oberhalb einer gewissen Lichtstärke geltend, und ebenfalls verhalten sich die einzelnen Strahlen des weissen Lichts höchst verschieden. Und da das Licht ausserdem bei seiner Passage durch die Nährsubstrate, in denen sich die Bakterien befinden, sowohl durch Absorption gewisser Strahlen geschwächt werden kann als auch sich brechen lässt, so dass die Strahlen zerstreut werden, und da endlich die Einwirkung des Lichts vielleicht oft gerade eine sekundäre ist, indem es Temperaturerhöhungen, chemische Veränderungen des Substrats u. s. w. hervorruft, so ist bei dergleichen Untersuchungen mancherlei zu berücksichtigen, das nicht immer berücksichtigt wurde; hier liegt also der Grund, weshalb die verschiedenen Forscher oft zu höchst verschiedenen Resultaten gelangten. Doch scheinen alle darin einig zu sein, dass starkes direktes Sonnenlicht sowie kräftige künstliche Lichtquellen — namentlich das elektrische Bogenlicht — auf alle Bakterien nachteilig wirken, und dass diese daher (mit Ausnahme der roten Schwefelbakterien und vielleicht einiger grünen, chlorophyllhaltigen Bakterien) besser im Dunkeln als im Licht gedeihen. Die meisten und besten Untersuchungen bestätigen auch, dass es gerade die brechbarsten, blauen-violetten-ultravioletten Strahlen sind, die die kräftigste bakterientötende Wirkung besitzen, während vielleicht alle Strahlen vom roten, steigend bis ins ultraviolette bei passender Lichtintensität einen hemmenden Einfluss auf das Wachstum haben. (Von Bie für *Bacillus prodigiosus* konstatiert.)

Wenn gewisse Forscher zu ganz anderen Resultaten gekommen sind, so hat man immer nachweisen können, dass sie

Digitized by Google

allzu schwache Lichtquellen benutzten, oder dass sie die Abschwächung, welche das Licht durch Zerstreuung und Absorption erleidet, nicht hinreichend berücksichtigten. Mehrere benutzten z. B. Gas- oder Glühlicht oder diffuses Sonnenlicht, die keine wesentlichen baktericiden Wirkungen haben; sie benutzten Glaslinsen zur Brechung, wodurch ein grosser Teil der brechbarsten Strahlen absorbiert wurden, oder sie liessen das Licht gläserne Wände oder stark lichtabsorbierende Nährsubstrate passieren, bevor es zu den Bakterien gelangte. Nach Untersuchungen, auf Finsens Lichtinstitut in Kopenhagen angestellt, wirken von den gewöhnlichen Lichtquellen nur direktes Sonnenlicht und das elektrische Bogenlicht auf die Bakterien nachteilig. Im genannten Institute hat man durch Anwendung von Quarzlinsen zur Konzentration des Lichtes die Absorption vermieden, da ja dieses Mineral so gut wie kein Licht absorbiert; die Temperaturwirkung wurde dadurch ausgeschlossen, dass das Licht durch Wasserschichten (oder Alaunlösungen), die oft gerade von Quarzwandungen eingeschossen waren, hindurchging.

Die bakterientötende Fähigkeit des Lichts wird durch folgenden, von H. Buchner (Fig. 114) angestellten Versuch leicht veranschaulicht. In eine Petrischale mit einer dünnen Schicht von Fleischwasser-Pepton-Agar wurde gleichmässig über die ganze Oberfläche eine Kultur von Typhusbakterien verteilt. An die Aussenwand des Schalenbodens wurden schwarze Papierbuchstaben, welche das Wort „Typhus" bildeten, geklebt, und die Schale wurde nun, mit dem Boden aufwärts, 1—1 1/2 Stunde dem direkten Sonnenlicht oder 5 Stunden diffusem Tageslicht ausgesetzt. Nachdem die Schale hierauf 24 Stunden im Dunkelraume aufbewahrt worden war, waren die Bakterien nur an den beschatteten Stellen herangewachsen, und das Wort „Typhus" trat mit sehr scharfen Konturen hervor. Alle Bakterien ausserhalb des Wortes waren getötet. — Eine Kultur mit Tuberkelbakterien, in ein Fenster mit direktem Sonnenlicht gestellt, wird auch nach wenigen Stunden getötet sein (Koch.) — Selbst Sporen, die sich sonst durch besonders starke Widerstandsfähigkeit gegen Hitze und Austrocknen auszeichnen, vertragen nur ganz kurze Zeit die Einwirkung des Lichts. So fand Arloing Milzbrandsporen nach 2 stündiger Bestrahlung

Digitized by Google

von direktem Sonnenlicht getötet, während die sporenfreien Zellen unter sonst gleichen Umständen eine bis 25 stündige Bestrahlung vertragen konnten. Und dies fand auch dann statt, wenn die Kulturen auf Eis angebracht wurden, wo die Sporen unter der Beleuchtung selbst nicht keimen konnten. Dass die Milzbrandbakterien durch starke Beleuchtung leicht

Fig. 114. *Bacillus typhi* Kultur auf Fleischwasser-Pepton-Agar in einer Petrischale, während $1^1/_2$ Stunden dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt, darauf 24 Stunden dunkel gestellt. Nur wo die aufgeklebten schwarzen Papierbuchstaben, das Wort „Typhus" bildend, gegen das Licht geschützt haben, wuchsen die Bakterien hervor. (Nach H. Buchner.)

getötet werden, ist von anderen Forschern bestätigt worden (Roux, Marshall Ward, Momont), aber dasselbe gilt

Digitized by Google

für fast alle pathogenen Bakterien, die Gegenstand einer Untersuchung gewesen: ausser Typhus und Tuberkulose (Pansini, Chmielewski) zugleich für *Microspira Comma* (Pansini), *Streptococcus erysipelatos* (Chmielewski), die Bakterie des Schweinerotlaufs (Charrin), die Eiterkokken u. s. w. — Die Diphtheriebakterien besitzen jedoch eine recht grosse Resistenz gegen das Licht. In destilliertem Wasser wurden sie nach 2—8 stündiger, starker und direkter Sonnenbeleuchtung getötet, aber 4—5 Tage alte Agarkulturen lebten noch nach elfstündiger direkter Beleuchtung, und 1—2 Tage alte Bouillonkulturen konnten sich unter denselben Verhältnissen sogar vermehren (Gehrke). — Buchner meint dann auch, dass die sogenannte „Selbstreinigung" der Flüsse der baktericiden Fähigkeit des Sonnenlichts zu danken sei. Wenn die Flüsse die Städte, die sie durchströmen, verlassen, sind sie durch Abwässer in der Regel mit Bakterien sehr reichlich versehen worden. Die Anzahl derselben nimmt aber sehr beträchtlich ab, je weiter sich der Fluss von der Stadt entfernt, und hierbei hat das Licht vielleicht seinen grossen Anteil. — Eine andere praktische und hochwichtige Anwendung erhielt das Licht in der letzten Zeit durch die von Prof. Finsen in Kopenhagen ausgearbeiteteLichttherapie, die auf dem Finsenschen Lichtinstitut mit entschiedenem Erfolg gegen Lupus und andere Hautkrankheiten angewandt wurde. Lupus ist eine lokale, tuberkulöse Hautkrankheit, die durch Tuberkelbakterien verursacht wird. Wenn diese Krankheit also sicher durch Lichtbehandlung geheilt werden kann, so sehen wir auch hier einen Beweis der baktericiden Wirkung des Lichts.

Wie das Licht im einzelnen wirkt, ist uns nur sehr wenig bekannt. Wir wissen, dass das Wachstum der Bakterien durch ein schwächeres Licht oder durch die kürzere Einwirkung eines stärkeren Lichts als dasjenige, welches zur Tötung derselben erforderlich ist, gehemmt wird und dass verschiedene Bakterien eine verschiedene Widerstandsfähigkeit derselben Lichtquelle gegenüber besitzen, während jedoch kein bestimmtes Verhältnis zwischen der wachstumshemmenden und der töten-

Digitized by Google

den Wirkung des Lichts ist (A. Larsen). Für *Bacillus prodigiosus* gilt (nach Sophus Bang), dass ganz junge Kulturen (3 Stunden alt) eine 5—6 mal geringere Widerstandsfähigkeit als ältere (10—12 Stunden alte) Kulturen haben — möglicherweise, weil das Pigment dieselben besser schützt — und dass es ferner vereinzelte Individuen mit besonders starker Widerstandsfähigkeit gibt. *Bacterium Anthracis* wird in kürzerer Zeit in feuchtem als in trockenem Zustande getötet, selbst wo von der asporogenen Varietät die Rede ist (Momont, siehe p. 82). Ob aber das Licht direkt aufs Protoplasma wirkt oder ob es nur auf Umwegen den Bakterien zu Leibe rückt, ist noch nicht sicher entschieden. Es scheint, dass der Sauerstoff ein wichtiger mitwirkender Faktor ist. In einem luftleeren oder sauerstofffreien Raum werden die Bakterien zwar getötet, jedoch bedeutend langsamer, als wenn Sauerstoff zugegen ist (Roux, Momont). Sowohl obligat anaërobe (*Bac. Tetani*) als fakultativ anaërobe Formen (*Bac. coli*) sind im sauerstofffreien Raum recht widerstandsfähig; *B. coli* konnte z. B. starkes direktes Sonnenlicht 4 Stunden lang vertragen (Wesbrook). Wenn die Bakterien in destilliertem Wasser suspendiert sind, wirkt das Licht auch nicht so kräftig als in einer Nährlösung, namentlich wenn dieselbe Peptone enthält, und es wurde (von Duclaux) nachgewiesen, dass in Nährstofflösungen durch die Einwirkung des Lichts chemische Umbildungen vorgehen, wobei 1. die Reaktion sich ändern, 2. Wasserstoffhyperoxyd oder 3. (vorübergehend) Ameisensäure entstehen kann. Alle diese drei Prozesse sind ja in hohem Grade für das Gedeihen der Bakterien nachteilig, und man kann also durch Beleuchtung ein Substrat für die Züchtung von Bakterien ganz unbrauchbar machen. Wasserstoffhyperoxyd und Ameisensäure sind kräftig desinfizierende Stoffe, so dass nicht viel von denselben zu entstehen braucht, bevor die Bakterienentwickelung unmöglich wird.

Digitized by Google

4. Röntgenstrahlen.

Die ersten Untersuchungen (von Minck) über den Einfluss der Röntgenstrahlen auf Bakterien gaben nur negative Resultate: keine Tötung, keine oder nur eine geringe Wachstumshemmung. Möglicherweise war aber eine fehlerhafte Versuchsanstellung daran schuld. Rieder hat nämlich später eine sehr kräftig wachstumshemmende und tötende Einwirkung auf mehrere pathogene Bakterien (Tuberkulose, Typhus, Cholera, Diphtherie, Milzbrand, Coli, *Streptococcus pyogenes* und *Micrococcus pyogenes*) nachgewiesen. Die Versuchsobjekte wurden auf Agar, Gelatine oder Serum in Petrischalen gezüchtet, welche mit durchlöcherten Bleiplatten verdeckt wurden; über das Loch der Platte wurde schwarzes Papier gelegt, durch welches die Strahlen passierten. Die Antikathode war ca. 10 cm von den Objekten entfernt; es wurde nie so viel Wärme entwickelt, dass die Gelatine dabei schmelzen konnte, und das Substrat wurde nicht anders von den Strahlen beeinflusst, als dass es nach den Versuchen bei einer neuen Aussaat eine üppige Bakterienvegetation gab. Allein alle obenerwähnten Bakterien (mit Ausnahme der Colibakterie, die etwas widerstandsfähiger war) wurden nach einstündiger intensiver Bestrahlung getötet; eine kürzer dauernde Einwirkung hemmte das Wachstum. Die baktericide und entwickelungshemmende Wirkung war also weit stärker als die des gewöhnlichen konzentrierten Lichts. Derselbe Forscher untersuchte später, ob dieses Resultat möglicherweise eine praktische Anwendung für die Therapie zum Bestrahlen von infizierten Menschen und Tieren erhalten könnte. Es zeigte sich aber, dass Tiere (Mäuse, Kaninchen und Meerschweinchen), denen die obenerwähnten Bakterien eingeimpft und die hierauf zu wiederholten Malen bestrahlt wurden, sogar schneller starben, als die Kontrolltiere, denen dieselbe Bakteriendosis eingeimpft, die aber nicht dem Einfluss der Strahlen unterworfen wurden. Versuche mit Phthisikern gaben auch nur wenig ermunternde

Digitized by Google

Resultate, da die Strahlen durch Hervorrufung von Hautaffektionen den Patienten mehr als den Bakterien schadeten. — Fiorentini & Luraschi liessen Meerschweinchen, denen Tuberkelbakterien in die Bauchhöhle eingeimpft waren, 4—8 Tage bestrahlen, die Tiere starben aber doch an Tuberkulose, wenn auch etwas später als die Kontrolltiere. — Endlich fand Suchsland, dass Röntgenstrahlen gar keinen Einfluss auf die Leuchtfähigkeit der Photobakterien hatten; hieran war aber doch wahrscheinlich eine mangelhafte Versuchsanstellung schuld. Angaben (von Hogarth), dass die Strahlen gewisse Gärungsprozesse begünstigen sollten, haben wohl gar keinen Wert.[1])

5. Elektrizität.

Nach den letzten und best ausgeführten Versuchen (von Thiele & Wolf 1899) ist die Einwirkung elektrischer Ströme auf Bakterien so gut wie Null oder jedenfalls eine ausserordentlich geringe. Und dies gilt sowohl in Bezug auf kontinuierliche und Wechselströme, die das Medium, in dem sich die Bakterien befinden, durchlaufen, als auf Induktionsströme in einer Drahtrolle (Solenoïde), welche die Bakterienkultur umschliesst, so dass die Ströme den Nährboden selbst nicht erreichen. Bei den erst erwähnten Versuchen gingen die Ströme durch ein dünnes Röhrchen mit Gelatine und 1% Kochsalz, in der sich die Bakterien befanden, ohne eine durch Lakmusreaktion kenntliche Elektrolyse hervorzurufen;[2]) um eine Wärmewirkung auszuschliessen, wurde das Röhrchen durch strömendes Wasser auf 10°—12° C. kühl gehalten. Allein selbst bei Anwendung der stärksten Ströme fand weder

---

[1]) Wenn es (1900) Riis auf dem Finsenschen Leuchtinstitut gelungen ist, Lupus auch durch Röntgenstrahlen zu heilen, so wird dieses Resultat vielleicht doch keiner direkten baktericiden Wirkung der Strahlen, sondern sekundären Folgen, als vermehrtem Blutzufluss zu den betreffenden Geweben oder dgl. zuzuschreiben sein.

[2]) Die Gelatine war neutral und hatte nach Zusatz von Lakmus eine violettblaue Farbe vor und nach dem Versuche.

Digitized by Google

Tötung noch Abschwächung des Wachstums, der Virulenz und der Farbstoffbildung statt bei Versuchen, die von 2 bis 62 Stunden dauerten. Als Versuchsobjekte dienten Milzbrand-, Typhus-, Mäusetyphus- und Colibakterien sowie *Pseudomonas pyocyanea* Gessard und *Bac. prodigiosus*. Und während d'Arsonval & Charrin bei *Pseudomonas pyocyanea* eine Abschwächung der Farbstoffbildung beobachteten, nachdem sie die Bakterie in einer Solenoïde, die von einem Strome von ca. 800 000 Schwingungen pro Sekunde passiert wurde, ungefähr eine Stunde angebracht hatten, fanden Thiele & Wolf bei derselben Art und bei *Bac. prodigiosus* keine Abschwächung weder der Vermehrungsfähigkeit noch der Farbstoffbildung nach 8 stündiger Einwirkung eines ähnlichen Stromes.

Dagegen kann der elektrische Strom indirekt den grössten Einfluss durch seine im Nährboden hervorgerufenen Prozesse ausüben. Und fast alle Versuche, die über seinen Einfluss auf die Bakterien angestellt sind, leiden an dem Fehler, dass man auf die Nebenwirkungen des Stromes nicht die gebührende Rücksicht genommen und daher nach mangelhaften Versuchsmethoden gearbeitet hat.

Wenn der elektrische Strom eine gewöhnliche Nährlösung, die, um ein gutes Substrat zu sein, notwendig gewisse Salze (siehe p. 106) enthalten muss, passiert, so wird er durch die sogenannte Elektrolyse bewirken, dass sich diese Salze in elektropositive und elektronegative Bestandteile, Ionen, beziehungsweise Basen- und Säurenradikale dissoziieren, deren jede auf ihre Seite, nach der negativen oder positiven Elektrode des Stromes wandert. Die Nährlösung wird hierdurch sowohl Reaktion als chemische Zusammensetzung überhaupt wechseln, und oft werden Stoffe freigemacht, die den Bakterien in hohem Grade nachteilig sind wie freier Chlor, Wasserstoffhyperoxyd und Ozon sowie freie Säuren und Basen. Und dieser Übelstand wird nur scheinbar durch die Anwendung von Wechselströmen beseitigt. Zwar werden alsdann diese Produkte nicht angehäuft, da die ursprünglichen Stoffe fortwährend aus ihren

Digitized by Google

Bestandteilen wiedergebildet werden, es entstehen aber doch momentweise und vorübergehend dieselben Dissoziationsprodukte, die dann auch während zahlreicher kurzer Augenblicke auf die Bakterien einzuwirken die Gelegenheit finden. In solchen Fällen ist ausserdem sehr wahrscheinlich, dass der Strom direkt die Bakterienzellen selbst nur sehr schwach berührt. Dieselben sind nämlich gewöhnlich schlechte Leiter der Elektrizität, und der Strom wird an ihnen vorbei gehen und den wandernden Ionen der dissoziierten Salze folgen.

Durch starke Ströme geschieht zugleich eine Temperaturerhöhung, die an den Elektroden besonders stark ist und hier oft die Grenzen überschreiten kann, welche die Bakterien vertragen können. Selbst wenn die Kultur durch Eis oder kaltes fliessendes Wasser kühl gehalten wird, werden trotzdem stellenweise solche Temperaturerhöhungen entstehen können, dass dieselben auf die Bakterien nachteilig oder tötend wirken.

Die Resultate derjenigen Versuche, wo auf diese sekundären Wirkungen des Stromes nicht genügend Rücksicht genommen wurde, waren demnach in der Regel, dass lang andauernde Ströme die Bakterien töteten, während kurz dauernde schwache Ströme nicht einmal die Bewegungen der selbstbeweglichen Formen lähmten, sondern nur einen richtungsbestimmenden Einfluss auf dieselben ausübten. Und dass es die von dem Strome bewirkten Änderungen des Nährbodens waren, die positive Resultate hervorriefen, geht daraus hervor, dass ein Nährboden, in dem die Bakterien auf diese Weise getötet werden, auch keine neue Aussaat unterhalten kann, sondern steril bleibt.

Wenn elektrische Ströme trotzdem praktische Bedeutung bei der Desinfektion und Reinigung des Trinkwassers zu erhalten scheinen (Oppermann, Ohlmüller), so liegt der Grund hierfür nicht in den tötenden Eigenschaften des Stromes selbst, sondern namentlich darin, dass man auf elektrischem Wege im grossen und auch bequem gewisse desinfizierende Stoffe wie Ozon und Wasserstoffhyperoxyd herstellen kann. (Siehe hierüber unter Antiseptika p. 175).

Digitized by Google

Wie statische Elektrizität oder Magnetismus auf die Bakterien wirkt, davon wissen wir noch nichts.

6. Druck. Mechanische Bewegung.

Auf die grössten Meertiefen übt die darüberstehende Wassersäule einen grossen Druck, oft von mehreren Hunderten Atmosphären aus, dies würde aber nicht verhindern, dass auch dort Bakterien leben könnten. Diese Organismen können nämlich einen unermesslichen Druck vertragen. Fäulnisbakterien setzen z. B. ihre Lebensprozesse bei einem Wasserdruck von 3—500 Atmosphären ungestört fort, und Milzbrandsporen verlieren weder ihre Virulenz noch ihre Keimfähigkeit bei einem 24 stündigen Aufenthalt unter 600 Atmosphären (Certes). Ja, die Zucht gewisser Bakterien soll sogar ohne den geringsten Zwang bei einem Druck von 300 Atmosphären geschehen können (Roger). In neuester Zeit hat Suchsland Leuchtbakterien untersucht, welche in einer hydraulischen Presse nach einem Druck von 200—230 Atmosphären zu leuchten fortfuhren. — Die hohen Druckzustände üben also an und für sich keinen schädlichen Einfluss auf das Bakterienleben aus, wenn nicht besondere Umstände vorliegen. Es ist nämlich nicht gleichgültig, wodurch auf die Bakterien ein Druck ausgeübt wird. Wasserdruck schadet ihnen nicht, wenn sie sich aber in komprimiertem Sauerstoff oder gewissen anderen Gasen befinden, wird die Sache eine ganz andere. In einem früheren Abschnitt (p. 137 ff.) sahen wir, dass es für jede Bakterie eine bestimmte Sauerstoffspannung giebt, die derselben am günstigsten ist, dass aber zugleich ein Maximum und Minimum des Sauerstoffdruckes existiert. Dieses Faktum macht sich daher besonders geltend, wenn der Sauerstoff komprimitiert wird, und man soll sogar Nährsubstrate auf diesem Wege sterilisieren können (Paul Bert). — Auf dieselbe Weise hat man durch zusammengepresste Kohlensäure Nahrungsmittel zu konservieren versucht, aber nicht gerade die günstigsten Resultate erreicht. Mehrere pathogenen Bakterien

Digitized by Google

(Typhus, Milzbrand, Coli) konnten nämlich, ohne in ihrer Virulenz oder anderen Eigenschaften geschwächt zu werden, einen 7 tägigen Aufenthalt in Kohlensäure unter dem Druck von 50 Atmosphären vertragen (Sabrazès & Bazin), während *Pseudomonas pyocyanea* nach 2 Stunden mit ihren Teilungen aufhörte und nach 6—24 Stunden vollständig getötet war (d'Arsonval & Charrin).

Auch mechanische Bewegungen (Schütteln, Strömung u. dgl.) haben auf das Wohl und Wehe der Bakterien Einwirkung, doch nur so, dass hierüber etwas allgemeines nicht gesagt werden kann. Einige Arten scheinen in einem einigermassen bewegten Medium, andere in vollständiger Ruhe am besten zu gedeihen, und die letzteren können sogar so empfindlich sein, dass starke Schallwellen, die sich durch ihren Nährboden fortpflanzen, ihre Entwickelung bedeutend hemmen kann (Reinke). Ein geringes Zittern konnte nach 4 Tagen Kulturen von *Bacillus megatherium* und *subtilis* sterilisieren; etwas stärkere Erschütterungen wirkten auf die Zellen dieser Bakterien so gewaltsam, dass sie zu fast unsichtbaren Stückchen zerfielen (Meltzer). — Wie für die Temperatur, Lichtstärke, den Sauerstoffdruck u. s. w. scheint dann auch für die Bewegung ein Optimum und Maximum zu existieren, wenn auch höchst verschieden bei den verschiedenen Bakterienarten liegend.

7. Antiseptika.

Der Umstand, dass einige Bakterien, besonders die pathogenen, Stoffe, Toxine, ausscheiden, die dem Menschen und den warmblütigen Tieren ausserordentlich gefährliche Gifte sind und die in erstaunlich kleinen Mengen die ernsthaftesten Krankheitsfälle oder den Tod herbeizuführen vermögen, dieser Umstand also hat eben die Bakterien besonders bekannt und — gefürchtet gemacht. Allein die nämlichen Stoffe sind doch auch, wenn gleich in weit geringerem Grade, den Bakterien selbst, die dieselben ausscheiden, nachteilig. Und werden sie angehäuft, so hemmen sie die weitere Entwickelung der

Digitized by Google

Bakterien, was oft in den Kulturen stattfindet, selbst wenn noch reichliche Nahrung vorhanden ist. Sie bilden somit keine Ausnahme von dem allgemeinen Gesetz, dass die Stoffwechselprodukte der Organismen den betreffenden Organismen selbst schädlich sind. Für Menschen und Tiere gehören die Toxine zu den allerstärksten Giften, die man überhaupt kennt.

In dem Verteidigungskampfe, den der Mensch gegen die Bakterien führen muss, hat er versucht, die Bakterien durch ähnliche Waffen, wie diese sie selbst benutzen, zu bekämpfen. Unbewusst thaten von ansteckenden Krankheiten angegriffene Menschen und Tiere dies immer, indem der angegriffene Organismus selbst Gegengifte, Antitoxine, gegen die Bakteriengifte und zugleich solche Stoffe wie Lysine oder Alexine, die die Bakterien selbst zerstören, ausscheidet. Dies wurde jedoch erst während des letzten Jahrzehntes entdeckt, aber man hat zugleich ermittelt, dass es ausserhalb des Organismus eine Anzahl von Stoffen giebt, die den Bakterien gegenüber als Gifte wirken. Seit dem Tage, da man den ursächlichen Zusammenhang zwischen den Gärungsprozessen und Krankheiten einerseits und den Mikroben andererseits entdeckte, hat man diese Stoffe in ausgedehntem Massstabe benutzt. Ein überaus grosser Teil der auf das Studium der Bakterien verwendeten Arbeit bestand eben darin, solche Gifte zu finden und ihre Wirkungen festzustellen. Mit einem gemeinsamen Namen bezeichnet man dergleichen Stoffe Antiseptika und ordnet sie dem weiteren Begriff der Desinfektionsmittel unter, zu denen auch andere Agentien wie Wärme, Licht u. s. w. gehören.

Da man unter einem Desinfektionsmittel ein solches verstehen muss, das auf die Bakterien tödlich wirkt, so fällt der Begriff Antiseptikum doch nicht vollständig unter denselben. Es giebt nämlich verschiedene Grade der Giftwirkung, die nicht alle den Tod zur Folge haben. Der Einfluss eines Antiseptikums kann z. B. darin bestehen, dass er gewisse Funktionen wie Bewegung, Gärungsfähigkeit, Wachstum und Ver-

Digitized by Google

mehrung aufhebt, ohne gerade zu töten. Dieser erste Grad der Giftwirkung fällt gewöhnlich mit dem wachstumshemmenden Giftwert (Hemmungswert) zusammen, den alle Antiseptika in irgend einer Konzentration besitzen müssen; einige besitzen sogar praktisch genommen nur diese Fähigkeit (z. B. Alkohol und gewisse Säuren), jedenfalls einigen Bakterienarten gegenüber. Der nächste Grad der Giftwirknng ist die Fähigkeit, innerhalb einer gewissen verhältnismässig kurzen Zeit (von Minuten bis einigen Stunden) vegetative Zellen ohne Sporen zu töten: der kleine Giftwert (Tötungswert); und endlich wird mit dem grossen Giftwert die Fähigkeit bezeichnet, die widerstandsfähigsten Sporen zu töten. Diese Werte stellt man zahlenmässig für die einzelnen Stoffe fest nach der Konzentration, in welcher sie in der möglichst kurzen Zeit die obenerwähnten Wirkungen bestimmten Bakterien gegenüber und unter bestimmten äusseren Verhältnissen hervorzurufen vermögen. Die nämlichen Werte sind also nicht konstant, sondern sie variieren mit den zahlreichen Nebenumständen, die, wie unten erörtert werden soll, die Giftwirkung beeinflussen.

Im allgemeinen wird das beste Antiseptikum ein solches sein, das in der schwächsten Konzentration in der möglichst kurzen Zeit bei gewöhnlicher Temperatur im stande ist, die widerstandsfähigsten Sporen zu töten, ohne ätzende, übelriechende o. a. Eigenschaften zu besitzen, die seine Anwendung im täglichen Leben unmöglich machen. Ein Stoff, der nicht eben allen diesen Ansprüchen nachkommt, kann jedoch sehr wohl ein vorzügliches Antiseptikum in speziellen Fällen sein, einer einzelnen oder einigen wenigen Bakterienarten gegenüber.

Man hat auch die ideelle Forderung an ein Antiseptikum gestellt, dass es zwar bakterientötend, für Menschen und Tiere aber unschädlich sein, und sich also bei der inneren Behandlung einer Infektionskrankheit verwenden lassen sollte. Trotz diesbezüglicher Reklamen ist diese Fähigkeit doch gewiss noch

Digitized by Google

bei keinem eigentlichen Antiseptikum gefunden worden, sondern muss am ehesten bei Antitoxinen und ähnlichen Stoffen gesucht werden. Vielleicht kommen zwei in neuerer Zeit recht viel angewandte Stoffe, Chinosol und *Argentum colloidale* (metallisches Silber in einer besonderen Modifikation) diesem ideellen Anspruch ziemlich nahe. Sonst hat sich aber gezeigt, dass diejenigen Stoffe ausserhalb der Gruppe der Antitoxine, die Bakteriengifte sind, fast ohne Ausnahmen für Menschen und höhere Tiere noch weit gefährlicher sind. Dieser Umstand wird durch die Bezeichnung der relative Giftwert ausgedrückt und wird bestimmt durch das Verhältnis zwischen der minimalen Dosis, die auf ein gewisses Körpergewicht eines Tieres tötend wirkt, und derjenigen, welche derselben Gewichtsmenge eines Substrates, in dem sich eine Bakterienkultur befindet, hinzugethan werden muss, um dieselbe zu töten oder ihr Wachstum aufzuheben. Während z. B. (nach Behring) Quecksilbersalze im allgemeinen für höhere Säugetiere in einer Dosis von 1 Teil auf 60 000 Teile Körpergewicht tötend sind, wirken sie erst in 1 Teil auf 10 000 Teile Serum auf Milzbrandbakterien wachstumshemmend, d. h. dass sie unter diesen Verhältnissen für höhere Tiere 6 mal giftiger als für Milzbrandbakterien sind, oder dass ihr relativer Giftwert 6 ist. Die Antiseptika spielen daher in der Medizin nur ausnahmsweise die Rolle eines Heilmittels, sondern werden fast ausschliesslich als prophylaktische Mittel verwendet.

Das Verhalten der Organismen den Giften gegenüber ist übrigens höchst interessant. Es giebt zweierlei Giftstoffe, allgemeine und spezifische Gifte. Zu den ersteren gehören solche, die auf alles Protoplasma tötend wirken, entweder weil sie sich mit demselben verbinden, wie die Quecksilber- und Silbersalze, oder weil sie auf andere Weise ihre Struktur stören. Die Wirkungsweise der spezifischen Gifte ist in den meisten Fällen höchst rätselhaft. Oft beeinflussen sie nur Zellen einer bestimmten Beschaffenheit, und während sie für den einen Organismus in den kleinsten Dosen tötend sein können, sind sie vielleicht für andere Organismen, selbst

Digitized by Google

in grossen Dosen, unschädlich. Dieses gilt z. B. für Cyanwasserstoff (Blausäure) und die Alkaloïde (Strychnin, Morphin u. a.), die bekanntlich zu den für höhere Tiere gefährlichsten Giften gehören, während sie Hefepilzen und Bakterien bisweilen sogar als Nährstoffe dienen können. Noch spezifischer sind die Bakterientoxine, die mitunter auf ein Tier in minimalen Mengen tötend wirken, einem anderen derselben Gattung oder Familie fast unschädlich sein können.

Diejenigen Stoffe, welche als Antiseptika Anwendung finden, gehören in der Regel zu den allgemeinen Giften, aber die verschiedenen Bakterien können doch wohl eine verschiedene Empfindlichkeit denselben gegenüber zeigen. Man muss daher immer vorsichtig sein, wenn man von der antiseptischen Wirkung eines Stoffes einer Bakterienart gegenüber auf ihre generelle Eigenschaft als Antiseptikum schliessen will. Hierzu kommt noch, dass so viele Nebenumstände in die Giftwirkung eingreifen, so dass man immer detaillierte Auskünfte über die Versuchsbedingungen haben muss, um verschiedene Versuche vergleichen zu können. Man muss über folgende Verhältnisse Bescheid wissen: 1. über die Art der Bakterien, ja oft auch die Rasse, da innerhalb derselben Art sich Rassenunterschiede geltend machen können; 2. das Alter der Kulturen, indem ganz junge Zellen oft eine geringere Widerstandsfähigkeit als etwas ältere besitzen, die jedoch mit dem Alter allmählich wieder geschwächt werden; 3. darüber, ob man sporenfreie Zellen oder Sporen vor sich hat, da ja die letzteren immer schädliche äussere Verhältnisse weit besser vertragen als jene; 4. ob die Kulturen unter günstigen oder ungünstigen Bedingungen (Nährsubstrat und Temperatur) gezüchtet wurden, da ersteres eine grössere Widerstandsfähigkeit als dieses giebt; 5. über die Anzahl der Keime, die von einer bestimmten Giftmenge beeinflusst werden soll; denn je mehr Bakterien sich in einem gewissen Volumen befinden, eine um so grössere Konzentration oder eine um so längere Einwirkung des Giftstoffes ist dann notwendig; 6. die Natur des Substrates; ist dasselbe

Digitized by Google

nämlich eine Nährstofflösung, so hat die chemische Zusammensetzung desselben eine überaus grosse Bedeutung, da das Gift vielleicht mit irgend einem seiner Bestandteile (z. B. Sublimat mit Albuminstoffen) unlösliche Verbindungen bilden kann, oder es mag irgend ein Stoff zugegen sein, der die Wirkung des Giftes entweder erhöhen oder abschwächen kann. Wenn sich die Bakterien nicht in Nährlösungen, sondern im Luftstaube, auf Kleidungsstücken, Instrumenten und anderen Gegenständen entweder an der Oberfläche oder in den tieferen Schichten eingetrocknet finden, so sind hier bei der Anwendung der Gifte vielerlei Rücksichten zu nehmen. In trockenem Zustande sind z. B. selbst sporenfreie Bakterien widerstandsfähiger gegen Gifte als in feuchtem (Sitsen). Ebenso spielt 7. der Zustand des Giftes, ob er fest, flüssig (gelöst) oder gasförmig ist, eine wichtige Rolle. Ist derselbe gelöst, so wird 8. ausser der Konzentration auch das Lösungsmittel oft für seine Wirkung bestimmend. In der Regel wirken die Antiseptika am besten in wässeriger Lösung, dagegen äusserst schwach, wenn sie in Öle gelöst sind. Die Einwirkung des Alkohol zeigt am besten, wie gross der Einfluss des Lösungsmittels sein kann. Nach den Untersuchungen von Paul & Krönig wurden die Wirkungen des Silbernitrats (4,25 %) auf Milzbrandsporen durch Zusatz von Alkohol bis zu einer Stärke von 50 % erhöht. Bei 50—98 % Alkohol nahm die desinfizierende Wirkung ab, so dass Lösungen in absolutem Alkohol gar keinen tötenden Einfluss hatten.[1]) Bei Sublimat (1,70 %) wurde die Wirkung durch Zusatz von Alkohol in kleinen Mengen (5—10 %) geschwächt, von diesem Punkt an stieg die Wirkung aber so, dass eine Lösung in 25 % Alkohol etwas grössere Wirkung als die wässerige Lösung hatte. Von 25 % Alkohol nahm die Wirkung wieder stark ab, war bei 50 % sehr gering und bei 98 % gleich Null. Die Wirkungen der Karbolsäure und Formaldehyds nehmen

[1]) Absoluter Alkohol hat an und für sich so gut wie gar keinen desinfizierenden Einfluss auf Bakteriensporen (Minervini).

Digitized by Google

sofort nach dem Zusatz von Alkohol von über 0 % bis aufwärts ab. 9. Ein Zusatz von Salzen zu den Giftlösungen können auch einen höchst verschiedenen Einfluss haben, weil sie oft den Dissociationsgrad des Giftstoffes entweder vermehren oder herabsetzen, worauf wir später zurückkommen werden. 10. Die Temperatur. Wie erwähnt, steigt die Widerstandsfähigkeit der Bakterien selbst bis zu ihrer Optimaltemperatur, andererseits steigen zugleich die Wirkungen der Giftstoffe mit der Temperatur, und zwar namentlich über die Optimaltemperatur der Bakterien. Bei höheren Temperaturen kann man daher mit schwächeren Konzentrationen der Antiseptika als bei gewöhnlicher Lufttemperatur sterilisieren, weshalb eine Kombination von Wärme und Antiseptika in der Praxis angewandt wird (gemischte Sterilisation). Und endlich hat selbstredend 11. die Zeit der Einwirkung eines Antiseptikums den allergrössten Einfluss; eine schwächere Konzentration kann in längerer Zeit dasselbe ausrichten als eine stärkere Konzentration in kürzerer Zeit.

Da nur in den wenigsten Untersuchungen über die Antiseptika zu allen diesen Verhältnissen Rücksicht genommen wurde, so müssen die meisten Zahlangaben der Litteratur mit einer gewissen Vorsicht aufgenommen werden. Ebenso muss man äusserst skeptisch sein gegenüber der grossen Anzahl von neuen Antisepticis, die fortwährend auftauchen und für die von den Entdeckern und Fabrikanten eine schreiende Reklame über ihre Vorzüglichkeit in allen Beziehungen gemacht wird. Nur verhältnismässig wenige dieser Mittel haben einer kritischen Prüfung stehen können, wenn es auch an und für sich eine Menge von kräftig desinfizierenden Stoffen giebt. Aber gewöhnlich sind sie mit irgend einer unliebsamen Eigenschaft behaftet, die sie im praktischen Leben unanwendbar macht, und nach Verlauf kurzer Zeit hört man daher auch nicht mehr von denselben. — Hier werden wir alsdann nur einige der wichtigsten nennen. Übrigens haben diese Stoffe keinen bestimmten Platz im chemischen System, ebensowenig wie wir

Digitized by Google

aus ihren chemischen Eigenschaften auf ihre desinfizierenden schliessen können.

Von anorganischen Stoffen sind erstens eine Reihe Elemente zu nennen, von denen Sauerstoff (Ozon), Chlor, Brom, Jod und einige Metalle namentlich Quecksilber, Silber und Gold, in geringerem Grade Nickel, Zink und Kupfer zu nennen sind. Dass Sauerstoff oberhalb einer gewissen Spannung schädlich oder tötend wirkt, besonders auf die anaëroben Bakterien, wurde früher (p. 137 ff.) erwähnt, sowie, dass die Anwendung des elektrischen Stromes zur Desinfektion oft auf die Bildung von Ozon (und Wasserstoffhyperoxyd) beruht (siehe p. 166). Die freien Halogene gehören zu den allerkräftigsten Antisepticis (Chlorwasser, Bromwasser), und die Wirkungen einiger ihrer Verbindungen beruhen eben auf die Abspaltung des freien Elementes (z. B. Jod aus Jodoform). In der Praxis ist metallisches Quecksilber lange als Antiseptikum verwendet worden, und in neuerer Zeit scheint auch Silber in der löslichen Modifikation (*Argentum colloidale*) in der Therapie Bedeutung zu erhalten. — Anorganische Säuren und Basen haben in der Regel nur eine geringe baktericide Wirkung. Saure und stark alkalische Reaktionen hemmen zwar Wachstum und Vermehrung, aber eigentlich tötend wirken die starken Säuren und Basen (wie Salz-, Salpeter- und Schwefelsäure, die ätzenden Alkalien u. s. w.) erst in verhältnismässig starken Konzentrationen. Ammoniak z. B. hat fast keinen Desinfektionswert (Paul & Krönig) ausgenommen der Nitratbakterie gegenüber (Winogradsky & Omeliansky siehe p. 122), und es ist eben unter den in chemischer Beziehung schwachen Säuren und Basen, dass wir gewöhnlich angewandte Antiseptika als Borsäure, schweflige und arsenige Säure, Kalkwasser, Hydroxylamin u. dgl. treffen. — Dagegen finden sich eine grosse Menge anorganische Salze von der grössten Bedeutung, als Kaliumpermanganat, Chlorkalk, namentlich aber Quecksilber- und Silbersalze. Von den Quecksilbersalzen hat besonders Sublimat ($HgCl_2$) eine ausgedehnte Anwendung gefunden, da es eins

Digitized by Google

der allerkräftigst bakterientötenden Stoffe ist. Äusserst schwache Lösungen (wenige pro Mille) töten die widerstandsfähigsten Sporen im Laufe kurzer Zeit (siehe später). Übrigens sind fast alle Quecksilberverbindungen starke Antiseptika, sie besitzen aber die unliebsame Eigenschaft, in eiweisshaltigem Substrat weniger gut zu wirken, da das Quecksilber unlösliche Verbindungen mit den Eiweissstoffen bildet. Von den Silbersalzen muss besonders Silbernitrat (Höllenstein, Lapis) erwähnt werden, sowie einige Verbindungen von Silber mit organischen Stoffen, als „Argentamin" (Äthylendiaminsilberphosphat), Protargol, Argentumkaseïn (Eiweissverbindungen) u. s. w.

Unter den vielen wichtigen organischen Stoffen giebt es auch einige Säuren, die Bedeutung haben, z. B. Ameisen-, Trichloressig-, Oxal-, Salicyl- und Benzoësäure; mit Ausnahme des ersten Gliedes (der Ameisensäure) haben aber die Fettsäuren keine besondere Wirkung. Ebenso sind die Alkohole aus der Gruppe der alifatischen Verbindungen (wie Äthylalkohol[1]) fast unwirksam, während eine Reihe von aromatischen Alkoholen die grösste Bedeutung haben, so z. B. Phenol (Karbolsäure), Pyrocatechin, Hydrochinon, Resorcin und mehrere ihrer Derivate wie die Kresole, Thymol, Toluol, Aseptol u. m. a. Über die Karbolsäure, die früher ausserordentlich viel verwendet wurde, mag nur bemerkt werden, dass sie am besten in wässeriger Lösung (als Karbolwasser), dagegen fast nicht in Öl gelöst (als Karbolöl) wirkt. Unter den Aldehyden finden wir einige der allerkräftigsten Antiseptika als Formaldehyd (Formalin, Formol) und Acroleïn. Besonders Formaldehyd erhielt in den letzten Jahren eine

[1]) Dämpfe von reinem Äthylalkohol haben keine desinfizierende Wirkungen, und eine geringe Beimischung derselben (10%) wirkt herabstimmend auf das Desinfektionsvermögen der strömenden Wasserdämpfe. Doch wirken Alkoholdämpfe von 50—75% ungefähr ebenso kräftig wie reine Wasserdämpfe; über 75% hinaus sinkt aber ihre baktericide Eigenschaft sehr rasch (Milzbrandsporen gegenüber), so dass sie bei 95% Alkohol vollständig wieder verschwunden ist (M. v. Bruun).

Digitized by Google

sehr ausgedehnte Verwendung, sowohl weil es in schwachen Konzentrationen kräftig bakterientötend wirkt, als auch weil es in Dampfform zur Desinfektion von Wohnungen, Kleidern, Matratzen u. dgl. benutzt werden kann. Mit diesem Stoff ist eine überaus grosse Anzahl von Versuchen angestellt worden, und bei weitem nicht alle Forscher sind über die Vorzüglichkeit desselben einig; die meisten rühmen es doch als ein Mittel, das in den meisten Fällen alle andere Antiseptika übertrifft. Oft wird es in verschiedenen Verbindungen als Formochlorol (Hess) oder Glykoformal (eine Mischung von Glycerin und Formalin, Czaplewski, Schönfeld, Pfuhl) angewandt und wird zur Verdampfung in Autoklaven gebracht, die zu diesem Zweck besonders konstruiert sind (von Trillat, Aronson, Lingner, Schlossmann u. m.). Eine Unannehmlichkeit dabei ist, dass es übel riecht, und dass der Geruch sich nur schwer aus den desinfizierten Gegenständen entfernen lässt. Acroleïn soll nach Versuchen von E. Koch und Fuchs das Formaldehyd in bakterieider Wirkung sogar übertreffen. — Endlich mögen Chloroform, das in der bakteriologischen Technik viel verwendet wird, und Chinosol (eine Oxychinolinverbindung) als wichtige Antiseptika erwähnt werden. —

Um die Stärke eines Giftes zu bestimmen, hat man verschiedene Verfahren versucht. Zur Ermittelung des Hemmungswertes setzte z. B. Behring verschiedene Dosen eines Antiseptikums zu Reagensröhren mit Nährstofflösungen, denen Bakterien eingeimpft waren. Bei der Beobachtung hängender Tropfen unter dem Mikroskop konnte er entscheiden, welche Konzentration das Wachstum innerhalb einer gewissen Zeit aufhob. Wo es dagegen zu zeigen galt, innerhalb welcher Zeit ein Stoff in einer bestimmten Konzentration Bakterien oder ihre Sporen zu töten vermochte (der kleine und der grosse Giftwert), hat man dieselben in steriles Wasser, Bouillon, Serum oder dgl. aufgeschwemmt, den betreffenden Stoff hinzugethan, nach Verlauf verschiedener Zeiträume Proben herausgenommen, das Gift durch Fällung oder Auswaschen so

Digitized by Google

weit möglich entfernt und hierauf die Bakterien in günstiges Substrat bei günstiger Temperatur gesäet oder Tieren eingeimpft (Geppert). Oder man hat (wie Koch, Paul & Krönig) die Bakterien auf Seidenfäden, Glasperlen oder Granaten eintrocknen lassen, diese in die Giftlösung eine gewisse Zeit angebracht und nach Entfernung des Giftes (wie oben erwähnt) ausgesäet.

Nun sind aber die verschiedenen Forscher zu höchst abweichenden Resultaten in Bezug auf diese Werte gelangt, und zwar hauptsächlich, weil sie unter verschiedenen Versuchsbedingungen gearbeitet haben (siehe p. 172—174). Es gilt daher hier mehr als irgendwo sich vor den Zahlen in acht zu nehmen. Aus den unten aufgeführten Beispielen wird der enorme Einfluss der Nebenumstände erhellen. Sie gelten alle für Milzbrandbakterien oder Milzbrandsporen.

Behring fand den Hemmungswert in Blutserum für

Silbernitrat	in	einer	Konz.	von	1 : 30000
Sublimat	„	„	„	„	1 : 10000
Natronlauge	„	„	„	„	1 : 1500
Karbolsäure	„	„	„	„	1 : 500
Thymol	„	„	„	„	1 : 250
Alkohol	„	„	„	„	1 : 15
Kochsalz	„	„	„	„	1 : 15

Verschiedene Nährböden beeinflussten folgendermassen die antiseptische Eigenschaft des Sublimates sporenfreien Milzbrandbakterien gegenüber (Behring):

	Hemmungswert	Kleiner Giftwert (d. h. Tötung nach wenigen Minuten)
Destilliertes Wasser	1 : 1000000	1 : 500000
Bouillon	1 : 500000	1 : 40000
Blutserum	1 : 10000	1 : 2000

Die starke Herabsetzung der Wirkung des Sublimates im Serum stammt wie oben erwähnt daher, dass ein Teil

Digitized by Google

des Quecksilbers mit den Eiweissstoffen sich verbindet und mit diesen niederschlägt.

Allein selbst für dasselbe Substrat liegen oft die meist abweichenden Angaben vor.

Der grosse Giftwert für Milzbrandsporen in destilliertem Wasser + Sublimat:

R. Koch	1 : 5000	Tötung nach wenigen Minuten
C. Fränkel	1 : 1000	„ „ 30 Minuten
Paul & Krönig	1 : 1000	„ über 2 Stunden.

In Blutserum wurden sie (nach Behring und Nocht) erst nach Verlauf von 2 Stunden in einer Konzentration von 1 : 200 getötet.

Wie bei schwächeren Konzentrationen die Einwirkung während längerer Zeitdauer erforderlich ist, zeigten Paul & Krönig für Sublimat und Milzbrandsporen bei einer Temperatur von 18°:

in 16 Literlösung[1])	= 1,7 %	: Tötung nach	12—14 Minuten
„ 32 „	= 0,84 „	: „	„ 24—30 „
„ 64 „	= 0,42 „	: „	„ 45—60 „
„ 128 „	= 0,22 „	: „	„ 60—80 „
„ 256 „	= 0,11 „	: „	über 2 Stunden

Mit demselben Versuchsobjekt fanden sie ferner für

Silbernitrat	in 4 Literlös.	= 4,25 %	: Tötung n. 15—60 Min.
„	„ 200 „	= 0,08 „	: „ noch nicht nach $10^1/_2$ Stunden
Schwefelsäure	„ 2 „	= 4,9 „	: „ noch nicht nach 30 Stunden

[1]) Die Konzentrationen werden von diesen Forschern nach dem modernen Gebrauch im Molekulargewicht angegeben. Das Molekulargewicht des Sublimates ist 271. Eine 16 Literlösung bedeutet daher, dass in derselben ein Grammolekule = 271 gr $HgCl_2$ = 1,7 % sich befindet. Eine 8 Literlösung enthält auch 271 gr und ist also auf 3,4 %, eine Lösung von 32 Litern auf 0,84 %. Eine 16 Literlösung Silbernitrat ($AgNO_3$ = 170) würde 170 gr $AgNO_3$ enthalten oder 1,06 % sein.

Digitized by Google

Kalihydrat	in 1 Liter	lös.	= 5,6 %	Tötung	n. 18	Stunden
Kaliumpermanganat	„ 4	„	= 3,95 „	„	„ 40	Minuten
Chlorwasser	„ 32	„	= 0,22 „	„	„ 2	„
Bromwasser	„ 32	„	= 0,5 „	„	„ 2	„
Kupfersulfat	„ 1	„	= 16 „	„	noch nicht nach	
					10 ½	Tagen
Karbolwasser	„	„	= 5 „	„	nicht nach	24 Stunden
Formaldehyd	„	„	= 5 „	„	n. 2	Stunden.

Gegenüber anderen Bakterien als Milzbrand wird man andere Zahlen finden. Milzbrandsporen gehören ja im ganzen genommen zu dem widerstandsfähigsten, was man kennt, so dass die Zahlen für andere Bakterien, namentlich für die nicht sporenbildenden, etwas niedriger ausfallen werden. In der Praxis rechnet man eine 1 % Sublimat- und eine 5 % Karbolsäurelösung für hinreichend kräftig zur Desinfektion der am häufigsten vorkommenden, sporenfreien, pathogenen Bakterien (Typhus, Diphtherie, Tuberkulose, Cholera, Eiterkokken u. s. w.), und 1 % Formaldehydlösung und 1 % Acroleïn töten (nach E. Koch & Fuchs) im Laufe zweier Minuten *Pseudomonas pyocyanea*, *Bacillus Coli*, *Micrococcus pyogenes aureus* und *albus*. Aber weder Karbolsäure noch Formaldehyd sind in schwachen Konzentrationen besonders wirksam Sporen gegenüber.

Wie die verschiedenen Gifte wirken, darüber ist uns nur sehr wenig sicheres bekannt. In chemischer Beziehung gehören sie ja zu den verschiedensten Gruppen und ihre Wirkungsweise ist daher sicher auch verschiedenartig. Säuren, Basen, Oxydationsmittel u. dgl. wirken wahrscheinlich so, dass sie Membran und Protoplasma zerstören, neutrale Salze, indem sie die Zellen plasmolysieren oder durch die Wand hineindringen und mit den Bestandteilen des Protoplasmas Verbindungen bilden, und die Wirkung kann dann sowohl von der Diffusionsgeschwindigkeit des Stoffes als von der Permeabilität der Zellwand abhängig sein. Wenn nun die Sporen so bedeutend widerstandsfähiger als die vegetativen Zellen sind,

Digitized by Google

kann die Ursache teils die sein, dass die Sporenmembran die Gifte schwerer hindurchdringen lässt, teils die, dass das Plasma wegen seines geringeren Wassergehaltes schwieriger chemische Verbindungen bildet.

Eigentümlich ist, dass gewisse Metalle z. B. Quecksilber, Silber und Gold auch auf Abständen wirken. Wenn man z. B. ein Stückchen metallisches Gold mitten in eine Gelatineplatte beschickt, so wollen mehrere Bakterien in einem gewissen Abstande um das Stückchen herum nicht wachsen. Möglicherweise macht sich hier eine Strahlenwirkung geltend.

Behring erklärte die Wirkung der Quecksilberverbindungen als hauptsächlich aus ihrem Inhalt von löslichem Quecksilber abhängig, gleichgültig in welchen Verbindungen dieses sich sonst befand. Diese Erklärung ist aber nicht befriedigend. Krönig & Paul haben in einer klassischen Arbeit [1]) nachgewiesen, dass gewisse Quecksilbersalze, z. B. Cyanquecksilber, in derselben oder sogar einer stärkeren Konzentration eine weit schwächere Wirkung besitzen als andere, z. B. Sublimat. Nun ist indes Cyanquecksilber in wässeriger Lösung auch weit schwächer dissociiert [2]) als Sublimat,

---

[1]) „Die chemischen Grundlagen der Lehre von der Giftwirkung und Desinfektion." „Zeitschr. für Hygiene" 25. Bd. 1897 p. 1—122 und „Zeitschr. für physikal. Chemie" 21. Bd. 1896 p. 414—450.

[2]) Zum Verständnis dieser Verhältnisse mögen folgende Data aus der physikalischen Chemie dienen. Wenn ein Stoff in wässeriger Lösung zergeht, so lösen sich nicht alle Moleküle des Stoffes als solche, sondern ein Teil derselben wird in kleinere Teile, die sogenannten Ionen, gespalten, dissociiert. Eine Lösung von Chlornatrium wird z. B. nicht nur NaCl-Moleküle, sondern zugleich Na- und Cl-Ione enthalten. Von diesen nimmt man an, dass sie mit Elektrizität geladen sind, und zwar der Metall-Ion mit positiver (+ Na), der Säure-Ion mit negativer (÷ Cl). Denn nur dissociierte Stoffe besitzen die Fähigkeit in wässeriger Lösung den elektrischen Strom zu leiten, nur sie sind Elektrolyten. Wird ein Strom hindurchgesendet, so folgt er den wandernden freien Ionen, und diese verteilen sich so, dass der elektropositive Ion (Kation) zu der negativen Elektrode, der elektronegative Ion (Anion) zu der positiven Elektrode wandert. Für denselben Stoff steigt der Dissociationsgrad mit der Verdünnung und mit der Temperatur und

Digitized by Google

und die zahlreichen Versuche dieser Verfasser mit verschiedenen Metallsalzen deuteten auf einen Zusammenhang zwischen dem Desinfektionswert und dem Dissociationsgrade bei diesen und dass ferner der Desinfektionswert um so grösser ist, je mehr freie Metallione sich in der Lösung befinden. Die verschiedenen Salze desselben Metalles können in höchst verschiedenem Grade dissociiert sein, und der Dissociationsgrad des einzelnen Stoffes kann entweder mit der Temperatur vergrössert oder durch das gleichzeitige Vorhandensein anderer dissociierten Verbindungen herabgesetzt werden. So setzt z. B. Chlornatrium, das an und für sich stark dissociiert ist, den Dissociationsgrad des Sublimates herab und schwächt gleichzeitig die Desinfektionsfähigkeit desselben nach folgenden Verhältnissen:

Von einer bestimmten Menge Milzbrandsporen, die 6 Minuten mit einer 16 Literlösung von Sublimat behandelt wurden, keimten:

ändert sich nach dem Lösungsmittel, dem gleichzeitigen Vorhandensein von anderen Stoffen u. s. w. Z. B. setzt NaCl den Dissociationsgrad von $HgCl_2$ nach einem hier nicht näher zu erörterndem Gesetz herab. Lösungen aller Stoffe in Lösungsmittel als Benzol, Schwefelkohlenstoff und Äther sind nicht dissociiert, alkoholische Lösungen sind es nur in sehr geringem Grade, und im Zusammenhang hiermit sind sie auch keine Elektrolyten oder nur sehr schlechte Leiter der Elektrizität. Diejenigen Stoffe, die in wässeriger Lösung dissociiert sind, sind dies auch in sehr verschiedenem Grade, und Säuren und Basen sind daher nach ihrem Dissociationsgrade beziehungsweise stark oder schwach zu bezeichnen. Neutrale Salze sind in der Regel stärker dissociiert als saure und basische. Die Halogenverbindungen des Quecksilbers sind jedoch verhältnismässig nur schwach dissociiert. Die meisten organischen Verbindungen mit Ausnahme der typischen Basen, Säuren und Salze sind nicht dissociiert und keine Elektrolyten.

Übrigens möge in Betreff dieser Verhältnisse, ausser den obenerwähnten Abhandlungen von Paul & Krönig noch auf folgende Werke verwiesen werden: W. Ostwald: „Die wissenschaftlichen Grundlagen der analytischen Chemie" 2. Ausg. Leipzig 1897 p. 44—53. Derselbe: „Grundriss der allgemeinen Chemie". Max Rudolphi: „Allgemeine und physikalische Chemie" Leipzig 1898. Sammlung Göschen 193 Seiten. Siehe auch Alfr. Fischer: „Vorlesungen über Bakterien" Jena 1897 p. 81—83.

Digitized by Google

Ohne Zusatz von Chlornatrium	8	Kolonieen
Mit 1 Teil Chlornatrium	32	„
„ 2 Teilen „	124	„
„ 4 „ „	382	„
„ 6 „ „	803	„
„ 10 „ „	1087	„

Wo Sublimat verwendet wird, muss man daher auf Anwesenheit von NaCl oder anderen Chloriden Rücksicht nehmen und um so grössere Konzentrationen desselben benutzen, je mehr Chloride vorhanden sind.

Dass oft ein Zusammenhang zwischen dem Dissociationsgrade und der Giftwirkung besteht, darauf deutet u. v. a. auch, was oben bereits erwähnt wurde (p. 175), dass Ammoniak gleichzeitig mit seinem äusserst schwachen Dissociationsgrad so gut wie keine antiseptische Eigenschaften besitzt, sowie dass absoluter Alkohol als Lösungsmittel die desinfizierende Fähigkeit des Sublimates, des Silbernitrates, der Karbolsäure und des Formaldehydes aufhebt. Möglicherweise wird hier der Weg zum Verständnisse der übrigens so rätselhaften Giftwirkungen vieler Stoffe geöffnet. Doch müssen die giftigen Eigenschaften vieler anderen, u. a. der meisten organischen Stoffe, anders erklärt werden.

Schliesslich mag erwähnt werden, dass sehr kleine Mengen eines Giftstoffes bisweilen r e i z e n d wirken, so dass Wachstum und Vermehrung schneller als sonst geschehen. In sehr schwachen Konzentrationen können sie ja sogar als Nährstoffe dienen, z. B. Karbolsäure als Kohlenstoffquelle (siehe p. 104).

8. Symbiose und Antibiose.

In der bunten Flora von Mikroorganismen, die man mit Hülfe des Mikroskopes oder der Gelatineplatte überall in der Natur auffinden kann, geht es nicht immer friedlich zu. Hier in der Welt der „Unsichtbaren" tobt in Wirklichkeit ein ebenso heftiger Kampf ums Dasein, wie unter den höheren Lebewesen,

Digitized by Google

und hier wie dort gilt das Gesetz, dass der unter den gegebenen Verhältnissen stärkste den schwächeren verdrängt und, so weit möglich, auszurotten versucht. Aber ebenso wie in der Lebensgemeinschaft höherer Organismen geschieht es auch hier, dass zwei oder mehrere Arten sich vereinen, um mit grösserer Kraft ungünstigen äusseren Umständen zu widerstehen, gegen gemeinsame Feinde zu kämpfen, oder um sich solcher Vorteile zu bemächtigen, die für sich allein ausser dem Bereich der einzelnen Arten lagen; ferner dass eine Art eine andere in ihren Dienst nimmt, dass eine andere bei einer übermächtigen Freundin Obdach sucht, unter deren Schutz sie erst recht gedeihen kann u. s. w. Ja, um den Vergleich noch vollständiger zu machen, so giebt es unter den Mikroorganismen so entschieden unversöhnliche Gegner, dass der eine dem Tode verfallen ist, wenn er den anderen auf seinem Wege antrifft. — Dies gilt jedoch nicht allein für das gegenseitige Verhältnis unter den Mikroorganismen, sondern auch für die Bakterien höheren Tieren und Pflanzen gegenüber.

Diese Abhängigkeitsverhältnisse können entweder einseitig oder gegenseitig, nützlicher oder schädlicher Natur sein, der Charakter derselben ist jedoch nicht immer leicht festzustellen.

Beispiele von nützlichen gegenseitigen Verhältnissen, Symbiosen, wurden schon p. 132 erwähnt: Fäulnisbakterien, aërobe und anaërobe Bakterien, Salpeterbakterien m. m., die einander den Nährboden vorbereiteten, indem die eine Art Stoffe erzeugte, die der anderen nützlich war, oder solche entfernte (Sauerstoff, Ammoniak), die auf die anderen Arten schädlich wirkten (Anaërobionten, Nitratbakterien).[1]) Von anderen Beispielen mögen die in den Kefirkörnern auftretenden Mikroorganismen (*Bac. caucasicus*, *Saccharomyces Kefir* und einige Milchsäurebakterien) erwähnt werden, die nur zusammen die eigentümliche Kefirgärung in Milch

[1]) Das Verhältnis, dass der eine Organismus durch seine Lebensthätigkeit einem anderen die Existenzbedingungen herbeischafft, ist auch in neuester Zeit Metabiose genannt worden (Migula).

Digitized by Google

hervorrufen können (v. Freudenreich), oder der Umstand, dass gewisse Strepto- und Staphylokokken, die normal im Munde, Darm und den Luftwegen des Menschen auftreten, unter Diphtherie, Typhus, Scharlachfieber, Tuberkulose m. m. virulente Eigenschaften annehmen und gefahrvolle Sekundäraffektionen hervorrufen. Ein symbiotisches Verhältnis zwischen Bakterien und höheren Organismen fanden wir ja auch zwischen den Leguminosen und ihren Knöllchenbakterien, und wahrscheinlich erweisen die im Darm der Säugetiere normal vorkommenden Bakterien den Tieren einen wichtigen Dienst bei der Bearbeitung der Nahrung, während sie gerade selbst an solchen Stellen wohl gedeihen (Thierfelder, Schottelius).

Häufiger ist es jedoch, dass ein antagonistisches Verhältnis, eine Antibiose, zwischen den Bakterienarten, die zufällig zusammenstossen, besteht, so dass die eine vollständig zu Grunde geht oder nur ein kümmerliches Dasein fristen kann infolge der Anwesenheit der anderen. Die Waffen, mit denen sie einander bekämpfen, können sehr verschieden sein. Die eine Art kann z. B. Stoffe ausscheiden oder bilden, welche die andere nicht vertragen kann, und dadurch das Substrat für diese verderben, wenn auch jene Bakterie selbst durch Filtrierung durch Chamberlandsche Filter u. dgl. entfernt wird (v. Freudenreich, Babes). Ein Zusatz von frischem Nährstoff hilft in diesem Falle auch nicht (Kappes). Dies mag vielleicht der Grund dazu sein, dass man gegen Milzbrand durch geschwächte Kulturen von Hühnercholera immunisieren kann (Pasteur), und dass Milchsäurebakterien schnell gewisse Formen von Colibakterien unterdrücken (C. O. Jensen, Storch). — In anderen Fällen hängt der Ausfall des gegenseitigen Kampfes von anderen Verhältnissen ab. Bekanntlich stellen die Bakterien oft sehr verschiedene Ansprüche an die Zusammensetzung der Nahrung. Diejenige Art, für die die gegebenen Verhältnisse am besten passen, wird dann in der Regel die andere überwinden; wenn aber sonst alle Verhältnisse gleich sind, so wird diejenige Sieger werden, die die grösste Wachstumsgeschwindigkeit besitzt, indem sie allmählich

Digitized by Google

die Nährstoffe verbrauchen kann, welche für den Gegner notwendig waren. So wird z. B. die Entwickelung der Tuberkelbakterie fast immer gehemmt werden, wenn ihre Kulturen verunreinigt werden, da sie sehr langsam wächst. Und auf einer mit mehreren Arten dicht besäeten Gelatineplatte werden die Kolonieen der einzelnen Arten oft viel kleiner als in Reinkulturen, ja sogar kleiner, als die räumlichen Verhältnisse selbst es erlauben würden, indem an gewissen Stellen der Platte zwischen den Kolonieen unbewachsene Flecke bleiben. Letzteres ist vielleicht dadurch bedingt, dass die Stoffwechselprodukte der einen Art in die Gelatine diffundieren und dem Nachbar schaden.

Wo ein antagonistisches Verhältnis unter den Bakterien besteht, kann dasselbe sich auch dadurch kenntlich machen, dass die eine Art die Virulenz, Gärungsfähigkeit, Fähigkeit der Farbstoffbildung u. dgl. abschwächen, ohne just ihr Wachstum und Vermehrung zu hemmen.

Ausser zwischen den Bakterien unter sich bestehen auch oft Antibiosen unter den Bakterien einerseits und Hefe-, Schimmelpilzen oder anderen Mikroorganismen andererseits. Hier müssen wir auf die natürliche und die erworbene Immunität hindeuten sowie auf das Verhältnis zwischen Schmarotzer und Wirt bei den Infektionskrankheiten überhaupt, die ja selbstredend immer Antibiosen sind, und deren Ausfall davon abhängt, wer von beiden der stärkere wird.

§ 3. Die Lebensäusserungen.

1. Assimilation und Dissimilation.

Respiration.

Wenn die in einem früheren Paragraphen behandelten Ansprüche an Nährstoffe und äussere Faktoren (Sauerstoff, Temperatur u. s. w.) erfüllt sind, geht die Lebenswirksamkeit der Bakterienzelle, die sich auf viele verschiedene Weisen

Digitized by Google

äussert, vor sich. Eins der augenfälligsten Zeichen des Lebens ist Wachstum und Vermehrung. Dies kann einerseits makroskopisch durch Kolonieenbildung auf festem Substrat, Bildung von Häuten, Bodensätzen oder Wolken in der flüssigen Nahrung beobachtet werden, andererseits ist man im stande, die Vorgänge unter dem Mikroskop (durch Kulturen in hängenden Tropfen) zu verfolgen, wobei man zugleich entscheiden kann, wie lange Zeit die Zelle braucht, um auszuwachsen, und wie häufig sie sich teilt. Diese Verhältnisse wurden schon zu wiederholten Malen berührt, und wir verweisen diesbezüglich auf frühere Abschnitte (Über die Zellformen, die Vermehrung u. s. w.). Andere, oft sehr augenfällige Zeichen des Bakterienlebens sind die durchgreifenden Stoffumbildungen (Gärungen) oder ansteckenden Krankheiten, die Folgen der Lebenswirksamkeit der Bakterien sein können, und auf welche wir später zurückkommen werden.

Der Zweck der Nährstoffaufnahme ist, wie p. 102 erwähnt, u. a. Baumaterial für das Wachstum und die Vermehrung der Zellen herbeizuschaffen; diese Prozesse sind jedoch nicht die unmittelbaren Folgen der Nährstoffaufnahme. Zwischen diesen beiden Vorgängen liegt eine lange Reihe von grösstenteils ganz unbekannten chemischen Umbildungen, von denen wir zur Zeit nur die Richtung andeuten können.

Da ja die verschiedenartigsten Stoffe den Bakterien als Nahrung dienen können, während die endlichen Bestandteile wohl der Hauptsache nach dieselben sind, namentlich Eiweissstoffe, geringe Mengen von Fetten und Kohlenhydraten, so müssen die Nährstoffe unter der Aufnahme und der weiteren Bearbeitung Umbildungen höchst verschiedener Art erleiden. Wo die Albuminstoffe, Peptone, Kohlenhydrate u. dgl. die wichtigsten Nährstoffe sind, ist der Sprung vermutlich nicht so gross; ist aber die Nahrung vollständig oder wesentlich, wie bei den Salpeter- und Schwefelbakterien u. a., von anorganischer Beschaffenheit (Kohlensäure, Ammoniak, salpetrigsaure Salze oder sogar freier Stickstoff), so ist der Weg noch weit bis zum komplizierten Eiweissmolekül und es müssen

Digitized by Google

alsdann in der lebenden Zelle höchst verwickelte chemische Prozesse stattfinden. Wir kennen ebensowenig hier wie bei den höheren (grünen) Pflanzen die ersten Assimilationsprodukte, wahrscheinlich geht aber der Weg zum Eiweissmolekül durch die Bildung von Alkoholen, Aldehyden, organischen Säuren, Kohlenhydraten, Amiden u. s. w. mit einer Reihe von unbekannten Zwischenstufen. Soviel nur, um anzudeuten, dass der Stoffumsatz in der „einfachen" Bakterienzelle wahrscheinlich nicht weniger verwickelt und durchgreifend als bei den höheren Organismen ist, sondern dass zur Entwickelung jedes einzelnen Zellchens eine Menge verschiedenartiger Synthesen (Aufbauprozesse) erforderlich sind.

Alle in aufbauender (synthetischer) Richtung wirkende Prozesse wollen wir mit einem gemeinsamen Wort Assimilation nennen, im Gegensatz zu den Abbauprozessen, die wir als Dissimilation bezeichnen.

Wollten wir die Assimilationsprozesse ausserhalb des Organismus nachmachen, so müssten wir eine ausserordentliche Summe von Zeit und Kraft anwenden. Wie nun diese Prozesse in der Bakterienzelle zu stande kommen, darüber wissen wir bitter wenig, wir nehmen aber an, dass sie den allgemeinen physikalischen und chemischen Gesetzen folgen. Eins steht jedoch fest, nämlich dass bei diesen Synthesen Energie verbraucht wird, die irgendwie erzeugt werden muss. Da ferner die Zelle bei der Lebenswirksamkeit einen Wärmeverlust an die Umgebung erleidet, und da der Übergang von festen in gasförmige Stoffwechselprodukte mit einem Energieverbrauch zusammenhängt, ist es wichtig, sich über die Frage Klarheit zu verschaffen, woher die Bakterien die Energie zu ihrer Lebensführung holen.

Für alle Lebewesen, die nicht Chlorophyll oder einen ähnlichen Farbstoff führen, durch welche die Strahlenenergie der Sonne zur Assimilation der Kohlensäure ausgenutzt werden kann, giebt es in der Regel nur eine Energiequelle, nämlich den Stoffabbau, die Dissimilation, innerhalb der lebenden Zelle. Durch denselben wird Wärme entbunden und eine

Digitized by Google

Menge der sogenannten Stoffwechselprodukte[1]) gebildet, von denen wir nur einen verhältnismässig geringen Teil genauer kennen, nämlich diejenigen, welche als Exkrete aus der Zelle ausgeschieden werden. Das wichtigste und das in grösster Menge ausgeschiedene Produkt ist die Kohlensäure, und da die Ausscheidung desselben fast immer zugleich von einer Sauerstoffaufnahme begleitet wird, so haben wir es hier mit dem meist charakteristischen Stoffwechsel der Lebewesen zu thun, nämlich der Atmung oder der Respiration.

Nun hat sich indes gezeigt, dass die Bakterien nicht ausschliesslich auf diese Energiequelle angewiesen sind, sondern dass sie bedeutend vielseitiger den verschiedenen Naturverhältnissen angepasst sind. Einerseits vermögen einige, wie die höheren Pflanzen, die Kohlensäure im Licht durch Chlorophyll (die grünen Bakterien), andere durch einen besonderen Farbstoff, das Bakteriopurpurin (die Purpurschwefelbakterien) zu assimilieren, aber andere können dies auch ohne Licht und ohne Farbstoff durch die bei der Oxydation anorganischer Stoffe entbundene Energie (die Salpeter- und wahrscheinlich auch die Schwefel- und Eisenbakterien, siehe p. 108—111). Andererseits sind einige ganz oder teilweise im stande, die eigentliche Atmung aufzugeben (die Anaërobionten), indem sie an ihrer Stelle die Energie ausnutzen, welche durch Enzymwirkungen oder Gärungsprozesse — und dann vielleicht zum grossen Teil ausserhalb der Zelle — durch die Spaltungen komplizierter organischer Moleküle freigemacht wird. Hierauf werden wir später zurückkommen und vorläufig erst das behandeln, was wir von der Atmung und Dissimilation der Bakterien im allgemeinen wissen.

Die Respiration. — Die Kohlensäureentwickelung ist nicht immer ein sicheres Zeichen einer normalen Atmung. Sie kann nämlich von Gärungsprozessen, welche sehr oft von

[1]) Der Ausdruck ist in dieser Bedeutung freilich etwas unglücklich gewählt, da ja die Assimilationsprodukte auch das Resultat eines Stoffwechsels sind.

Digitized by Google

Kohlensäurebildung begleitet sind, stammen, und wir können erst dann von einer eigentlichen Respiration sprechen, wenn zugleich eine Sauerstoffaufnahme nachgewiesen werden kann. Hierzu kommt noch, dass die Sauerstoffaufnahme auch nicht immer ein sicheres Kriterium der Respiration ist, weil mehrere Bakterien, welche Oxydationsgärungen hervorrufen (wie z. B. die Essigsäure- und Salpeterbakterien), vielleicht nur als Sauerstoffüberträger (Katalysatoren) wirken, ohne den Sauerstoff in grösserem Massstabe bei einer inneren Verbrennung zu benutzen.[1]) Am wahrscheinlichsten ist jedoch, dass die obligat aëroben und zur Zeiten auch die fakultativ anaëroben Bakterien normal respirieren und dabei von der hierdurch entbundenen Energie einen bedeutenden Nutzen ziehen. Allein die über die Respiration der Bakterien angestellten Versuche, sind bis jetzt nur geringzählig und für die volle Beantwortung der Frage nicht entscheidend.

Die wichtigsten Untersuchungen wurden (1893 und 1897) von Hesse angestellt. Er arbeitete mit aëroben und anaëroben Formen als Typhus-, Cholera-, Tuberkulose-, Rotz-, Pest- und Milzbrandbakterien, *Bact. capsulatum* Pfeiffer, *Micrococcus pyogenes aureus* und *Actinomyces* sowie *Bac. Tetani* und *Bac. Chauveaui.* Sie wurden in luftdichten Kolben auf Glycerin-Agar gezüchtet, und der Gehalt der Luft an Sauerstoff und Kohlensäure wurde zu verschiedenen Zeiten bestimmt. Es zeigte sich nun bei den aëroben Formen oft eine sehr bedeutende Sauerstoffaufnahme, begleitet von einer entsprechenden, stets aber etwas geringeren, Kohlensäureausscheidung. Oft war der im Kölbchen vorhandene Sauerstoff nach Verlauf eines oder weniger Tage verbraucht. Die grösste Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureausscheidung fiel mit dem lebhaftesten Wachstum zusammen; einige schnell wachsenden Arten wie Milz-

---

[1]) Ferner sollen (nach Ewart) manche derjenigen Farbstoffe, welche von den chromoparen Bakterien erzeugt werden, den Sauerstoff auf eine ähnliche lose Weise, wie das Hämoglobin, fixieren und denselben wieder unter gewissen Umständen abgeben können.

Digitized by Google

brand, Cholera, Typhus und *Actinomyces* erreichten ihr Maximum nach 1—3 Tagen, worauf der Prozess langsam abnahm; die Tuberkelbakterie, welche sehr langsam wächst, brauchte dagegen mehrere Wochen, um das Maximum zu erreichen, hielt sich aber auch verhältnismässig lange auf demselben Punkt. Jede Bakterienart bildete immer auf einem bestimmten Substrat eine für dieselbe charakteristische Respirationskurve, die sogar als Artmerkmal brauchbar sein sollte. Sonst variierte aber sowohl die Sauerstoff- wie die Kohlensäurekurve mit der Wachstumsgeschwindigkeit, der Beschaffenheit und Alkaleszens des Substrats, der Temperatur u. s. w. Wenn immer mehr Sauerstoff aufgenommen wurde, als der ausgeschiedenen Kohlensäure entsprach, so meinte Hesse, dass der Überschuss zur Bildung von plastischen Assimilationsprodukten oder nicht flüchtigen Zersetzungsprodukten verwendet wurde. — Die anaëroben Arten, welche in sauerstofffreier Atmosphäre gezüchtet wurden, schieden auch stets eine geringe Menge von Kohlensäure aus, die natürlich kein eigentliches Atmungsprodukt war; wurde aber eine aërobe Art (Cholera, Pest) in eine Wasserstoffatmosphäre gebracht, so hörte die Kohlensäureausscheidung nach Verlauf weniger Tage vollständig auf.

Während also die aëroben Bakterien unzweifelhaft normal respirieren, ist es andererseits ebenso unzweifelhaft, dass diejenigen Formen, welche zu gewissen Zeiten oder stets anaërob leben können, unter diesen Umständen keine Atmung aufweisen und daher auf diesem Wege auch keine Energie erwerben. Wenn die obligaten Anaërobionten an eine geringe Sauerstoffspannung gewöhnt werden können (siehe p. 139—140), so verbrauchen sie möglicherweise auch etwas vom vorhandenen Sauerstoff (durch Versuche noch nicht konstatiert), derselbe spielt aber sicher keine Rolle für ihre Energieproduktion.

Beijerinks Theorie (1899), nach der es keine obligat anaërobe Bakterie giebt, sondern alle freien Sauerstoff, wenn auch

Digitized by Google

oft in nur minimalen Mengen, fordern (makro- und mikroaërophile Bakterien), ist experimentell nicht hinreichend begründet. Er meint, dass die anaëroben Bakterien, wenn ihnen freier Sauerstoff nicht zu Gebote steht, auf Kosten des früher aufgespeicherten Sauerstoffs leben. Derselbe könnte aber nur in so unbedeutenden Mengen vorhanden sein, dass es ganz unbegreiflich sein würde, wie die eine Generation nach der anderen einen nennenswerten Nutzen von demselben zur Energieproduktion ziehen könnte.

Die Gärungsprozesse müssen also den Anaërobionten die Respiration ersetzen. Da sie aber auch leben können, ohne Gärungen im gewöhnlichen Sinne des Wortes (siehe p. 218 ff.) hervorzurufen, müssen sie in diesen Fällen sich mit der Energie begnügen können, welche durch den Stoffumsatz in der Zelle (die Dissimilation) entbunden wird.

Aus den Versuchen Hesses ging ja hervor, dass auch die Anaërobionten Kohlensäure ausschieden, ohne Sauerstoff aufzunehmen. Nach der Auffassung moderner Physiologen ist die Kohlensäure auch bei der normalen Respiration zum Teil ein Resultat von Spaltungsprozessen, welche der Sauerstoffaufnahme vorausgehen, weshalb in zahlreichen Fällen im Pflanzen- und Tierreich die Kohlensäureentwickelung fortfährt, selbst wenn der freie Sauerstoff ausgeschlossen wird (intramolekulare Atmung). Bei den Anaërobionten scheint dann die für die höheren Pflanzen und Tiere anormale Respiration die normale geworden zu sein und vollständig die Sauerstoffaufnahme überflüssig gemacht zu haben.

Gleichzeitig mit der Kohlensäure wird immer Wasser in grosser Menge produziert, ausserdem viele anderen Stoffwechselprodukte, welche später nähere Erwähnung finden werden.

Digitized by Google

2. Bewegungen.

Chemotaxis.

Alle begeisselten Bakterien sind bewegungsfähig. Die Art der Bewegungen wurde p. 38—42 besprochen, ebenso wurde auch an diesem Ort kurz auf den Einfluss äusserer Faktoren auf die Geisseln und deren Bewegung hingewiesen. Auf ihren Einfluss auf die Bewegungsfähigkeit selbst sollen hier nur einige Data hinzugefügt werden.

Natürlich kann nur von Bewegung in flüssigen Medien die Rede sein. Auf festem Substrat ist sie ausgeschlossen, es sei denn, dass die Lebenswirksamkeit der Bakterien selbst das Substrat flüssig macht (z. B. die Gelatine verflüssigt). Dass das Substrat ferner eine passende Nahrung abgeben oder jedenfalls den Bakterien nicht giftig sein muss, ist eine selbstverständliche Vorbedingung. Starke Konzentrationen wirken lähmend, sowohl indem sie die Bakterienzelle plasmolysieren, als auch indem durch ihre Einwirkung die Geisseln erstarren (siehe p. 40).

Im ganzen genommen gilt für die Bewegungen wie für alle anderen Lebensäusserungen, dass sie nur innerhalb gewisser quantitativen Grenzen der sonst notwendigen äusseren Faktoren stattfinden; es sind aber diese Grenzen enger als diejenigen, welche für das Aufhören des Lebens gelten, und fallen nicht immer mit denjenigen zusammen, welche für andere Lebensprozesse gelten. Dieses ist z. B. in auffallendem Grade der Fall bei der Sauerstoffspannung und der Temperatur. Die aëroben Bakterien stellen jede Bewegung ein, wenn freier Sauerstoff nicht zugegen ist, die anaëroben verhalten sich umgekehrt, und für jede Art existiert eine Sauerstoffspannung, die der Bewegungsfähigkeit am zuträglichsten ist. Es sind aber andere Grade von Sauerstoffspannung für die Bewegung als für Wachstum und Vermehrung erforderlich, so dass diese Prozesse oft fortfahren können, wenn

Digitized by Google

die Bewegung aufgehört hat. Bei hohen Temperaturen geht mitunter die Bewegungsfähigkeit für immer verloren, zuweilen nur vorläufig, bis die Bakterien wieder einer niederen und günstigeren Temperatur ausgesetzt werden. Ebenso ist es bei niederen Temperaturen. Zopf sah z. B. *Bac. vernicosus* ihre Bewegungsfähigkeit wieder gewinnen, nachdem sie 3 Stunden nach einander bis — 83° abgekühlt gewesen, bei welcher Temperatur sie, ohne getötet zu werden, natürlich mit ihren Bewegungen aufgehört hatte. — Ob das Licht, wie Engelmann behauptet hat, notwendig ist, um bei seinem *Bact. photometricum* Bewegungen hervorzurufen, ist (nach Winogradsky) zweifelhaft, und was die anderen Bakterien betrifft, ist es, soweit bekannt, überflüssig.

Eine ganz andere Sache ist der Einfluss äusserer Faktoren auf die Richtung der Bewegung. Hier kann bisweilen auch das Licht eine Rolle spielen (Phototaxis). Vorausgesetzt, dass reichlich Schwefelwasserstoff vorhanden ist, werden gewisse Schwefelbakterien (Chromatien) sich immer auf die hellste Seite eines Kulturglases ansammeln (positive Phototaxis, Winogradsky), eine plötzliche Herabsetzung der Lichtstärke lässt aber ebenso plötzlich die Bewegungen aufhören oder in die entgegengesetzte Richtung umsetzen („Schreckbewegungen", Engelmann). — Ausser Licht sollen (nach Massart) auch die Schwerkraft und die Oberflächenspannung einer Flüssigkeit auf die Bewegung einiger Spirillen Einfluss haben, bald in positiver, bald in negativer Richtung, und nach Roth sollen oft schwache Strömungen in den Flüssigkeiten bewirken, dass die Bakterien wider den Strom schwimmen (Rheotaxis).

Den grössten und augenfälligten Einfluss auf die Richtung der Bewegung übt jedoch der freie Sauerstoff und gewisse andere Stoffe. Diese Wirkungen werden mit dem gemeinsamen Namen **Chemotaxis** [1]) bezeichnet. Dass der

[1]) Der richtungsbestimmende Einfluss des Sauerstoffs wird auch mitunter Aërotaxis genannt.

Digitized by Google

Sauerstoff einen solchen Einfluss besitzt, wurde schon früher (p. 138) erwähnt, indem bewegliche Bakterien sich nach der Sauerstoffspannung ordnen, die ihnen am besten zusagt (die Beijerinckschen „Atmungsfiguren", siehe Fig. 111). Wenn die vorhandene Sauerstoffspannung zu hoch ist, suchen sie Stellen mit einer niedrigeren auf oder umgekehrt. Da ja diese Bewegungen für die Bakterien vorteilhaft sind, erscheinen sie uns als natürlich und scheinbar leichter verständlich. In Wirklichkeit sind sie aber ebenso rätselhaft, wie die durch andere Stoffe bestimmten Bewegungen, bei denen gar kein Zusammenhang zwischen ihrem Nährwert und dieser Anziehung oder Abstossung, die sie ausüben, zu sein braucht. Z. B. wirkt Glycerin, das einer Menge von Bakterien ein vorzüglicher Nährstoff ist, gar nicht, und Kohlenhydrate (Zucker) nur äusserst schwach auf ihre Bewegung ein, während eine Sublimatlösung, die ja den Bakterien nach wenigen Minuten den sicheren Tod bringt, stark anziehend wirkt. Im ganzen genommen ist es bisher nicht möglich gewesen Gesetze dafür zu finden, welche Stoffe wirksam sind und welche nicht, oder welche Verhältnisse eine anziehende (positive) Chemotaxis hervorrufen und welche eine abstossende (negative). Wir finden chemotaktisch wirkende und unwirksame Stoffe sowohl unter den anorganischen als unter den organischen, unter den krystalloïden wie unter den kolloïden Körpern. Und derselbe Stoff, welcher in einer gewissen Konzentration anreizend wirkt, wird in einer anderen (stärkeren) gewöhnlich abstossend wirken.

Von anorganischen Stoffen sind besonders die Kalisalze (wie Chlorkalium) wirksam, etwas weniger die Natrium- und Rubidiumverbindungen, dagegen die Erdalkalimetalle gewöhnlich nur wenig. In der Regel sind die Metalle wirksamer als die Metalloïde, und in Verbindungen (Salzen) derselben kann mitunter der Metallbestandteil anziehend wirken, während der Metalloïdbestandteil (das Säurenradikal) in der Regel abstossend wirkt. Die Richtung der Bewegung wird alsdann durch den Resultanten der beiden Kräfte bestimmt. Säuren wirken im

Digitized by Google

ganzen nur schwach auf die Bakterien.[1]) Von organischen Stoffen wirken Pepton und Asparagin in passender Konzentration positiv, während Alkohol in allen Verdünnungen negativ chemotaktisch wirkt. Über Kohlenhydrate und Glycerin siehe oben! Endlich verdient erwähnt zu werden, dass die eigenen Stoffwechselprodukte der Bakterien abstossend wirken.

Nach dem Verfahren Pfeffers kann man die Chemotaxis leicht demonstrieren, wenn man Haarröhrchen, die am einen Ende zugeschmolzen sind, mit dem zu untersuchenden Stoff füllt. Lässt man ausserdem ein Luft- oder Sauerstoffbläschen im geschlossenen Ende bleiben, so wird man zugleich den Einfluss des Sauerstoffs beobachten können (Fig. 115). Ist z. B. das Röhrchen mit einer 5 prozentigen Peptonlösung gefüllt und das offene Ende unter dem Mikroskop in einen Wassertropfen mit beweglichen Fäulnisbakterien hineingesteckt, so wird man bald sehen, wie sich dieselben in dichten Scharen um die Mündung des Röhrchens versammeln (a); nach Verlauf von ca. $^1/_2$ Stunde werden sie in das Röhrchen hinaufgedrungen sein, und einige (die ausgeprägt aëroben) haben sich, vom Sauerstoff angezogen, ganz zum Luftbläschen hinauf begeben (b). Wenn man dagegen das Röhrchen mit Glycerin beschickt, werden keine Bakterien in dasselbe hinaufdringen.

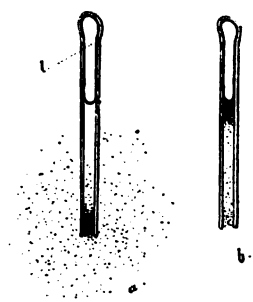


Fig. 115. **Chemotaxis.** Haarröhrchen mit 5 prozentigem Pepton und einem abgesperrten Luftbläschen (l) beschickt und in einen Tropfen mit Fäulnisbakterien gehalten. *a* nach ca. 4 Minuten. *b* nach $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde. Siehe übrigens den Text. 50:1. (Nach Alfr. Fischer.)

Wenn sich die Bakterien im voraus in einem peptonhaltigen Tropfen befänden, würden sie auch nicht das Haarröhrchen aufsuchen, es sei denn, dass dieses eine 5 mal so

[1]) Farnspermatozoïde hingegen werden z. B. durch Apfelsäure und apfelsaure Salze stark angezogen.

Digitized by Google

starke Lösung des Stoffes enthielt; und wenn das Röhrchen hierauf in einen neuen Tropfen von dieser Konzentration überführt würde, müsste die Konzentration im Röhrchen noch 5 mal verstärkt werden, um anziehend zu wirken, und so weiter, bis die Grenzen, innerhalb welcher Pepton überhaupt anziehend wirkt, erreicht werden. Ähnliches gilt in Bezug auf andere chemotaktisch wirkende Stoffe. Wir begegnen hier einem Gesetz, das sowohl für die Physiologie der Sinne als für eine Reihe von Reizphänome im Pflanzenreich Gültigkeit hat, nämlich dem Fechner-Weberschen Gesetz, welches sagt, dass, je stärker ein Sinnesorgan vorher gereizt war, je stärker muss die Reizursache vergrössert werden, um einen neuen Reiz hervorzurufen.

Übrigens ist die Chemotaxis kein Phänomen, das ausschliesslich bei den Bakterien getroffen wird. Die Bewegungsrichtung vieler anderen Mikroorganismen, tierischen wie pflanzlichen, sowie der Spermatozoïden und ähnlicher selbstbeweglicher Zellen wird in ähnlicher Weise durch Chemikalien beeinflusst. In diesem Zusammenhange ist es auch interessant, dass die weissen Blutkörperchen, die Leukocyten, positiv chemotaktisch von den Stoffwechselprodukten pathogener Bakterien beeinflusst werden, und oft gerade am stärksten, wenn die Bakterien aus irgend einem Grunde geschwächt sind (Massart). Es sind also die Bakterien selbst, welche die Leukocyten anlocken, wenn sie, wie bekannt, von diesen verzehrt werden („Phagocytose", Metchnikoff).

3. Wärmeentwickelung.

Untrennbar mit der Respiration und den übrigen Dissimilationsprozessen, die den Stoffwechsel kennzeichnen, ist die Entwickelung von Wärme verbunden. Die ganze tierische Wärme hat ja ihre Quelle in denjenigen Oxydationen, die im Blut und in den Geweben vor sich gehen, und dass ebenfalls beim Stoffwechsel der Pflanzen Wärme entbunden wird, ist eine wohlbekannte Thatsache.

Die Bakterien, welche in der Regel einen ungewöhnlich lebhaften Stoffwechsel besitzen, stehen an Wärmeerzeugung

Digitized by Google

gegen andere Organismen nicht zurück, und wenn wir eine eigentliche Atmung bei ihnen nicht immer konstatieren können, wie z. B. bei den Anaërobionten, so wird man doch finden, dass sie auf andere Weise Wärme erzeugen, nämlich indem sie solche Stoffe zersetzen, die durch ihre Spaltungen Wärme entbinden. Wenn die Anaërobionten auf einem Substrat leben, in welchem sie keine eigentliche Gärung hervorrufen, so benutzen sie wahrscheinlich die ganze bei ihrem Stoffwechsel erworbene Energie zur Assimilation und den übrigen Lebensfunktionen, ohne dass ein Überschuss an Wärme erzeugt wird. Wo aber, wie so oft in der Natur, durch die Bakterien Gärungsprozesse vor sich gehen, ist die Wärmeentwickelung gewöhnlich sehr lebhaft. Jedermann hat dies an dampfenden Misthaufen, an feuchtem Heu oder Stroh, das in Haufen gebracht oder in Scheunen gefahren wurde, beobachtet, wo die Temperatursteigung sogar so hoch steigen kann, dass sie zu Selbstentzündung führt. Dieses, noch nicht vollständig erklärte Phänomen, geht wahrscheinlich so vor sich: Durch die Lebenswirksamkeit der Bakterien und die mit derselben folgenden Gärungsprozesse, die bei einem passenden Feuchtigkeitsgrade am lebhaftesten geschehen, wird leicht eine Temperatur von 50°—60°—70° erzeugt. Für mehrere thermophilen Bakterien sind diese Temperaturen ja sogar besonders günstig (siehe p. 144 ff.), und dieselben erhöhen alsdann die Temperaturen noch weiter. Hierdurch verkohlt dann die organische Substanz oft teilweise. Ähnlich wie beim pulverisierten (reduzierten) Eisen kann jetzt der Sauerstoff in den feinen Poren sich verdichten und eine Wärmeentwickelung hervorrufen, die bis zur Entzündungstemperatur der Stoffe steigen kann (Cohn). — Bisweilen benutzt man die spontane Erwärmung, um das Heu auszutrocknen und dadurch zu konservieren, wobei man natürlich die Selbstentzündnng verhindert (Böhmer).

Eine starke und auffallende Wärmeentwickelung begleitet einen wichtigen Gärungsprozess, der bis jetzt weder chemisch noch

Digitized by Google

biologisch vollständig erklärt ist, nämlich denjenigen Prozess, durch den die Tabaksblätter ihr Aroma erhalten (Tabaksgärung). Lange bevor man etwas von der Beteiligung von Mikroorganismen hierbei ahnte, hat man diesen Prozess Gärung („Fermentation") genannt. Nach Untersuchungen von Suchsland, J. Behrens, de Koning, Vernhout u. m. ist jetzt wahrscheinlich geworden, dass gewisse Bakterien (vielleicht im Verein mit anderen Mikroorganismen) hierbei eine wesentliche Rolle spielen. Man hat sogar gewisse Arten reingezüchtet und patentieren lassen, welche gewöhnlichen deutschen und holländischen Tabaksblättern das feine Aroma des westindischen Tabakes verleihen sollten (Suchsland). Ganz sicher sind mehrere Arten hierbei beteiligt. Einige leiten die Gärung ein und bringen die Temperatur zum Steigen, andere, thermophile Arten setzen sie fort, und die Hauptgärung selbst geschieht bei 53 °—56 °, eine Temperatur, die die Optimaltemperatur der gewöhnlichen Bakterien weit übersteigt. In einzelnen Fällen lässt man sogar die Temperatur bis gegen 70 ° steigen.[1])

Auch Hopfen gerät beim Lagern in einen Gärungsprozess, welcher sich durch Bildung von Trimethylamin und starker Wärme kenntlich macht; nach und nach verdirbt der Hopfen hierdurch. Die Ursache ist wahrscheinlich eine thermophile Bakterie, die von J. Behrens konstant im gärenden Hopfen gefunden und mit dem Namen *Bacillus lupuliperda* belegt wurde.

4. Lichtentwickelung.

Eine Reihe von Bakterien besitzt die Fähigkeit zu leuchten. Sie finden sich am meisten im Meere und tragen zur Entstehung des Meerleuchtens bei; oft treten sie auf toten Fischen auf, die sie mit einem weissen, schleimigen, leuchtenden Belege überziehen. An vereinzelten Orten sind sie auch im süssen Wasser getroffen, recht häufig treten sie zu Lande auf fauligem Fleische u. dgl. auf. Eine leuchtende Art

---

[1]) Eine neuere, 1899 von Osc. Loew, ausgesprochene Theorie, nach der die Tabaksgärung ein enzymatischer Prozess sein soll, der von oxydierenden, in den Tabaksblättern befindlichen Enzymen (Oxydasen und Peroxydasen) hervorgerufen wird, ist nicht genügend experimentell begründet und wird ausserdem dadurch unwahrscheinlich, dass im getrockneten Javatabak sich weder Oxydasen noch Peroxydasen finden (Raciborski).

Digitized by Google

wurde auch in einem Krustentier *Talitrus* schmarotzend gefunden, dessen Tod sie allmählich herbeiführt. Aber solange der Krebs noch lebt, entsendet er ein eigentümliches grünliches Licht, welches sich einige Stunden nach dem Tode des Tieres hält (Giard). — Vielleicht hat das Leuchten anderer Seetiere ihre Ursache in ähnlichen Schmarotzern.

Man fasst diese Bakterien in eine besondere biologische Gruppe: die Licht- oder Photobakterien, obgleich sie in morphologischer Beziehung oft weit verschieden sind und also keine natürliche Verwandtschaft bilden. Sie sind ausserordentlich weit verbreitet und besitzen Repräsentanten in allen Meeren der Erde.

Beijerinck hat sechs Arten der Gattung *Photobacterium* beschrieben und die Ansprüche, welche sie an die Umgebung stellen, teils um zu wachsen, teils um leuchten zu können, untersucht, sowie ihre Abhängigkeit von äusseren Umständen überhaupt. Sofern ihnen eine passende Nahrung geboten wird, lassen sie sich sehr wohl auf künstlichem Substrat züchten. So fordern alle sechs Arten Peptone als Stickstoffquelle, vier derselben ausserdem eine besondere Kohlenstoffquelle (Kohlenhydrate, Glycerin oder Asparagin), die letzteren Stoffe jedoch nur in verhältnismässig geringer Menge, wenn man ein Leuchten erzielen will; denn wenn grössere Mengen derselben hinzugethan werden, tritt ein säurebildender Gärungsprozess ein, welcher die Lichtentwickelung aufhebt. Übrigens verhalten sich die verschiedenen Arten den einzelnen Kohlenhydraten gegenüber ungleichartig. Alle Arten fordern zugleich Chlornatrium oder Chlormagnesium (3—4 %), gedeihen und leuchten aber am besten bei einem Gemisch aller im Meerwasser befindlichen Salze. Sie vermögen zwar ohne Sauerstoff zu leben, können aber ohne Zutritt dieses Gases nicht leuchten. Vielleicht wird die Lichtentwickelung durch eine Zusammenwirkung zwischen der Kohlenstoffnahrung und dem Sauerstoff (dem Respirationsmaterial) bewerkstelligt. Das Leuchten ist ein so absolut aërober Prozess, dass es sogar einen sehr reichlichen Zutritt von Sauerstoff erheischt. Bei ruhiger See

Digitized by Google

leuchten die Bakterien nicht; erst wenn durch den Sturm, durch Ruderschläge oder Schiffskiele das Wasser in Bewegung gesetzt wird, kommt die Lichtentwickelung zu stande. Doch spielt hier neben dem Sauerstoff u. a. auch die rein mechanische Erschütterung eine wichtige Rolle (Reinke).

Die in unseren Meeren vorkommenden Arten leuchten am besten bei Temperaturen von 18°—20°, nicht unter 5° und nicht über 30°—35°. Das Leuchtvermögen der Arten in den nördlicheren Meeren hingegen ist auch an 0° angepasst, während eine westindische Art nicht unter 10° leuchtet, bei 25°—30° sein Optimum und bei 37° sein Maximum hat (B. Fischer). Ein mehrere Stunden dauerndes Gefrieren bei — 80° hatte das Leuchtvermögen von *Photobacterium phosphorescens* nicht aufgehoben (Suchsland).

Das Sonnenlicht verstärkt das Leuchtvermögen nicht, wie es ja bei den phosphoreszierenden Stoffen (Barytsalzen) der Fall ist, sondern schwächt dasselbe eher (Dubois). Hingegen leuchten in Finsternis gezüchtete Arten ebenso gut, wie diejenigen, welche man im Licht kultiviert. — Röntgenstrahlen oder Druck von 200—230 Atmosphären waren (nach Suchsland) ohne Einfluss, während elektrische Ströme, die durch eine Kultur gingen, die Lichtentwickelung an den Polen wegen der Säure- und Alkalibildung aufhoben.

Das von den Bakterien entsendete Licht ist bisweilen so stark, dass man die Zeit an der Uhr ablesen oder dabei Gegenstände photographieren kann (B. Fischer), ja man hat es sogar in der letzten Zeit zur Zimmerbeleuchtung angewandt (lumière vivante Dubois). Sein Spektrum ist kontinuierlich und enthält namentlich diejenigen Strahlen, welche auf die photographische Platte einwirken (von grün bis ins violette hinaus) (Ludwig).

Dass die Lichtentwickelung ein vitaler, mit der Wirksamkeit des lebenden Protoplasma aufs genaueste verbundener Prozess ist, erhellt aus mehreren Umständen. Nicht nur wird sie mit dem Tode der Bakterien aufgehoben, sondern lange

Digitized by Google

bevor dieser eintritt, hört sie bei der Einwirkung sämtlicher für die Zelle schädlichen Agentien auf.

Wäre sie an einen ausgeschiedenen, leuchtenden Stoff, dem „Luciferin", geknüpft, wie einiger Forscher gemeint haben, müsste dieser sich aus den Bakterien selbst isolieren lassen; das ist aber bis jetzt nicht gelungen. Die notwendige Anwesenheit des Sauerstoffs und bestimmter Kohlenhydrate, um die Leuchtwirkung zu stande zu bringen, deuten wie erwähnt darauf hin, dass sie in der Oxydation der Kohlenstoffverbindungen ihre Ursache hat und vielleicht mit der normalen Respiration genau verbunden ist.

5. Stoffwechselprodukte.

Unter den Zersetzungsprodukten der Bakterien finden wir sowohl Stoffe, die der Dissimilation in der Zelle entstammen, als auch andere, welche ausserhalb der Zelle, aber doch unter der Mitwirkung dieser entstehen. In die erstere Kategorie gehören diejenigen Stoffe, die als Sekrete anzusehen sind, d. h. solche Stoffe, die nicht später an den synthetischen Prozessen teilnehmen, sondern gewöhnlich als Exkrete aus den Zellen ausgeschieden werden, so z. B. die bei der Respiration gebildete Kohlensäure, die früher besprochen wurde, ferner eine Reihe von anderen Stoffen, die wir im folgenden behandeln werden. Zu der letzteren Kategorie müssen wir dagegen die eigentlichen Gärungsprodukte rechnen, indem sie wahrscheinlich nur indirekt ein Resultat des Stoffwechsels der Bakterien sind, sondern oft sogar die primäre Ursache der fortgesetzten Lebenswirksamkeit der Zelle bilden. Sie entstehen nämlich aus Stoffen, die durch ihre Spaltungen Wärme (Energie) entbinden, und versehen so die Zelle mit der zur fortgesetzten Arbeit erforderlichen Triebkraft. Wie die Zelle durch Enzyme oder auf irgend eine andere Weise diese Energie auslöst, wie der Funke, welcher das Schiesspulver entzündet, werden wir hier nicht näher erörtern. Wir müssen aber gleich zugestehen, dass wir in überaus zahlreichen Fällen

Digitized by Google

gar nicht zu entscheiden vermögen, ob ein Stoff ein Sekret oder ein Gärungsprodukt ist.

Es ist zwar auch nicht immer leicht, die eigentlichen Sekrete von denjenigen Zersetzungsprodukten zu unterscheiden, welche in der Zelle verbleiben, um später an neuen Synthesen teilzunehmen. Wenn z. B. dem Eiweissmolekül einerseits Kohlenhydrate oder Fette, andererseits niedere Stickstoffverbindungen wie Amide u. dgl. abgespalten werden, was als Dissimilationsprozesse betrachtet werden muss, so sind diese Produkte oft wieder an synthetischen Prozessen, wo wieder Eiweissstoffe entstehen, teilhaftig. Und es ist ebenso schwierig zu entscheiden, ob ein Stoff wirklich ein Exkret ist oder nicht. Es giebt Sekrete (z. B. mehrere Enzyme und Toxine), die in der lebenden Zelle verbleiben und aus derselben nur durch Zerquetschung (Mazeration) befreit werden können. Beim Tod der Zelle können aber wegen der geänderten osmotischen Verhältnisse solche oder ähnliche Stoffe hinaus diffundieren. Und da in einer Bakterienkultur sich immer einige tote Zellen befinden, wird eine Filtration des Substrates nicht sichere Aufschlüsse über diese Verhältnisse geben.

Bei einer chemischen Analyse von Bakterienkulturen wird man daher Stoffe höchst verschiedener physiologischer Bedeutung finden. Wir sind zur Zeit faktisch nicht im stande sicher zu entscheiden, inwiefern ein Stoff 1. zu den normalen Bestandteilen der Zelle gehört (ein Assimilationsprodukt ist), oder ob er 2. nur ein vorläufiges (transitorisches) Dissimilationsprodukt, 3. ein Sekret, das von der lebenden Zelle nicht ausgeschieden wird, 4. ein Exkret oder endlich 5. ein Gärungsprodukt ist, das nie in der Zelle gewesen, sondern durch Spaltung des Substrates ausserhalb der Zelle gebildet wurde. Bisweilen kann aber ein Stoff mit mehreren Eigenschaften auftreten; die Kohlensäure ist z. B. sowohl ein wirkliches Exkret als ein häufiges Gärungsprodukt.

Werden alle direkt oder indirekt durch den Stoffwechsel der Bakterien gebildeten Stoffe zusammengefasst, so werden wir ausser einer Reihe von noch unbekannten Verbindungen,

Digitized by Google

u. a. folgende Repräsentanten von Hauptgruppen anorganischer und organischer Stoffe finden können:

1. Von Gasen: Kohlensäure, Methan, Wasserstoff, Schwefelwasserstoff, Ammoniak, Phosphorwasserstoff und Stickstoff;
2. von anorganischen Stoffen ausserdem: Wasser, Schwefel, Nitrate, Nitrite, Sulfate, Chloride, verschiedene Oxyde (Eisenoxyd) u. s. w.

Von organischen Verbindungen folgende:

3. flüchtige Stoffe: Alkohole, Fettsäuren (Ameisen-, Essig-, Propion-, Buttersäure u. m.) und Trimethylamin;
4. Oxy- und mehrbasische Säuren wie Milch-, Bernstein-, Apfel- und Weinsäure;
5. Amide wie Leucin und Asparagin;
6. zusammengesetzte Ätherarten: Fettstoffe, Fruchtäthere u. dgl.;
7. Kohlenhydrate;
8. aromatische Verbindungen wie Phenol, Kresol, Indol, Skatol, Tyrosin, Sulfosäuren (Taurin) m. m.;
9. Peptone und Albuminstoffe;

endlich die in chemischer Beziehung so gut wie unbekannten

10. Farbstoffe;
11. Enzyme und
12. Toxine.

Gerade diese letzten echten Sekrete (und Exkrete) haben ein besonderes Interesse und müssen daher jedes für sich behandelt werden. Einen grossen Teil der übrigen werden wir in der folgenden kurzen Übersicht über die von den Bakterien erzeugten Gärungen wiederfinden.

Digitized by Google

A. Farbstoffe.

Nicht alle von den Bakterien gebildeten Farbstoffe sind, wie p. 42—43 erwähnt, als Dissimilationsprodukte anzusehen. Bei den sogenannten chromophoren Bakterien (Beijerinck), (den grünen, chlorophyllhaltigen und den roten Schwefelbakterien) sind sie sogar so wichtige Bestandteile der Zelle, dass sie bei der Ernährung die grösste Rolle spielen (siehe p. 110—111).

Bei den chromoparen Bakterien (p. 43) sind die Farbstoffe dagegen echte Sekrete,[1]) welche nicht weiter zu höheren Verbindungen aufgebaut, sondern so gut wie immer aus der Zelle, als Exkrete, ausgeschieden werden.[2])

Ein abweichendes Verhalten zeigt eine kleine Gruppe, die parachromophoren Bakterien, die den Farbstoff in der Zellwand ablagern, ohne dass er eine ernährungsphysiologische Rolle zu spielen scheint. Vielleicht dient er als Schutz wider das Licht. Hierher gehören *Pseudomonas violacea* und *Ps. ianthina*, beide mit violettem Farbstoff, ferner einige der fluoreszierenden Bakterien, wie *Pseudomonas erythrospora*, deren Sporenwände rotfarbig sind, während die Bakterien selbst einen fluoreszierenden Farbstoff ausscheiden und insofern zu den chromoparen Bakterien gehören.

Die Anzahl der bekannten Pigmentbakterien ist jetzt gross (über 100 Arten) und von diesen gehört der bei weitem überwiegende Teil zu den chromoparen. Ebensowenig wie die vorhergehenden Gruppen ist diese eine systematische

---

[1]) Die Möglichkeit ist jedoch vorhanden, dass einige derselben ausserhalb der Zelle aus den Bestandteilen des Nährsubstrates gebildet werden und also das sind, was wir hier Gärungsprodukte nennen. Vgl. das folgende über den Einfluss äusserer Faktoren auf die Farbstoffbildung.

[2]) Wenn die Angabe Ewarts (siehe die Anmerkung p. 190), dass die Farbstoffe der chromoparen Bakterien wie das Hämoglobin im stande seien, Sauerstoff in ziemlich loser Bindung aufzuspeichern, richtig ist, würden sie eine Rolle bei der Respiration der Bakterien spielen, und also nicht wertlose Exkrete sein.

Digitized by Google

Einheit. Sie umfasst, wie die Photobakterien, Gattungen, die in morphologischer Beziehung höchst verschieden sind und ist daher wie jene nur eine „physiologische" Gruppe. Man findet unter diesen Bakterien sowohl Kokken als Stäbchen und Spirillen, bewegliche und unbewegliche Formen, und ihre übrigen physiologischen Eigenschaften variieren ebenso sehr, indem sie gewöhnliche Saprophyten neben spezifischen Gärungsorganismen oder fakultativen Parasiten umfassen. Doch scheinen die meisten der Arten, die einen fluoreszierenden Farbstoff bilden, zur Gattung *Pseudomonas* zu gehören.

Sie bilden Stoffe in allen Farben des Regenbogens, einige sogar mehrere verschiedene (*Pseudomonas pyocyanea* und *syncyanea*, *Bact. erythrogenes*).

Nach den Farben werden hier einige der wichtigsten aufgeführt. Rote: *Bacillus prodigiosus*, *kiliensis*, und *ruber*, deren Farbstoffe gewiss nahe verwandt sind; *Planosarcina agilis*, *Bact. rubrum*, *Erythromyxa* und *erythrogenes* (die letzte bildet auch einen gelben Farbstoff); *Bac. indicus*, *Spirillum rubrum*, *Sarcina rosacea* und *rubra* u. m. Orange und gelbe: *Micrococcus pyogenes aureus*, *aurantiacus*, *citreus*, *flavus* und *sulfureus*, *Planococcus ochroleucus*, *Sarcina aurantiaca*, *ventriculi*, *lutea* und *flava*, *Bac. Chrysogloia* u. m. Grüne: Diese Farbe erhält im allgemeinen das Substrat in den Kulturen der fluoreszierenden Bakterien (siehe unten), zu denen *Pseudomonas pyocyanea*, *syncyanea*, *fluorescens*, *putrida*, *erythrospora* (siehe oben), *macroselmis*, *Iris*, *virescens* und *smaragdina* gehören. Blaue: *Pseudomonas pyocyanea*, *syncyanea* und *berolinensis*, *Bac. indigogenus*, *Bact. coeruleum* u. a. Violette: *Micrococcus violaceus*, *Bact. amethystinum* sowie die früher erwähnten parachromophoren Bakterien (*Pseudomonas violacea* und *ianthina*). Dazu kommen noch einige Übergangsfarben als braune oder fast schwarze: (*Microspira nigricans* und *Bacillus nigricans*) schmutzig-gelbe u. s. w.

Die Farbstoffe finden sich bisweilen als amorphe Körnchen oder als Krystalle zwischen den Zellen gelagert, mitunter werden sie vom Substrat absorbiert, welches durch sie in beträchtlichem Abstande von den Bakterien tingiert werden kann. Über ihre Stellung im chemischen System weiss man

Digitized by Google

übrigens sehr wenig. Wir müssen uns daher zur Zeit damit begnügen, dieselben nach ihren Übereinstimmungen in gewissen physikalischen und chemischen Eigenschaften zu gruppieren.

Was die Löslichkeit betrifft, so sind die roten und gelben Farbstoffe durchweg in Wasser unlöslich, löslich aber in Alkohol, Äther, Schwefelkohlenstoff, Benzol und Chloroform. Eine Ausnahme hiervon bildet der von *Bact. erythrogenes* erzeugte rote Farbstoff, der das Substrat durchdringt, während der gelbe Farbstoff derselben Bakterie unlöslich ist. Die von den fluoreszierenden Bakterien gebildeten Stoffe, die alle identisch zu sein scheinen (Thumm), „Bakteriofluoresceïn" (Lehmann) sind dagegen löslich in Wasser und verdünntem Alkohol, unlöslich aber in konzentriertem Alkohol, Äther und Schwefelkohlenstoff. Von den blauen Farbstoffen ist das Pyocyanin in Chloroform löslich, während der von *Pseud. berolinensis* gebildete in allen gewöhnlichen Lösungsmitteln unlöslich ist, durch Salzsäure aber extrahiert werden kann. Die violetten sind löslich in Alkohol, aber unlöslich in Wasser, Chloroform und Schwefelkohlenstoff.

Die meisten roten und gelben Farbstoffe geben mit konzentrierter Schwefelsäure eine charakteristische Reaktion, nämlich blaugrüne Körnchen oder Krystalle, und haben zugleich charakteristische Spektra. Sie scheinen mit den im Tier- und Pflanzenreich weit verbreiteten Fettfarbstoffen, Lipochromen, verwandt zu sein (Zopf). Doch machen die von *Bacillus prodigiosus*, *ruber* und *kiliensis* gebildeten Stoffe eine Gruppe für sich aus, die in ihren Reaktionen an gewisse Anilinfarbstoffe (Fuchsin) erinnern und mit Schwefelsäure nicht die blaugrüne Farbe geben. Das Bakteriofluoresceïn ist in trockenem Zustande amorph, citronengelb, in konzentrierten wässerigen Lösungen orangengelb, in verdünnten gelb, und die Fluoreszenz dieser Lösungen ist blau. Saure Lösungen fluoreszieren nicht, durch Zusatz von Alkali in Überschuss kommt die Fluoreszenz mit dunkelgrüner oder moosgrüner Farbe hervor. In Kulturen von fluoreszierenden Bakterien sieht man in der Regel erst eine blaue Farbe (die neutrale Reaktion), die später, unter Bildung von Ammoniak, der ein charakteristisches Stoffwechselprodukt derselben ist, ins grüne übergeht.

Bei einigen Bakterien ist die Farbstoffbildung mit den übrigen Lebensäusserungen so innig verknüpft, dass sie unter allen denjenigen Umständen, die Wachstum und Vermehrung

Digitized by Google

ermöglichen, stattfindet. In anderen Fällen geschieht sie nur, wenn ganz bestimmte Ansprüche an die Umgebungen erfüllt werden, ja sie ist sogar eine Fähigkeit, die durch ungünstige äussere Verhältnisse vorübergehend oder für immer verloren werden kann.

Einen sehr augenfälligen Einfluss auf die Farbstoffproduktion übt die Zusammensetzung und die Reaktion des Nährbodens aus. Es wurde erst von Gessard (1890) konstatiert, dass Phosphorsäure für die fluoreszierenden Arten notwendig ist, was später von Thumm und Jordan bestätigt wurde; diese Forscher haben zugleich die Notwendigkeit von Magnesium-, Kalium (Thumm) und Schwefelverbindungen (Jordan) nachgewiesen. Sehr interessant ist es, dass diese Bakterien ohne Chlorcalcium gedeihen und Farbstoff bilden können, wenn Magnesiumsulfat vorhanden ist, dass sie aber umgekehrt, wenn dieses fehlt und jenes zugegen ist, zwar kräftig fortwachsen, aber keinen Farbstoff zu bilden vermögen. Bei denjenigen Bakterien, die die Fähigkeit besitzen, mehrere Farbstoffe zu bilden, ist die Natur des Nährstoffes oft dafür bestimmend, welche Stoffe gebildet werden. *Pseudomonas syncyanea* (die Bakterie der „blauen Milch") bildet z. B. in citronensaurem Ammoniak nur einen stahlblauen Farbstoff, in einer alkalischen Asparaginlösung nur Bakteriofluoresceïn, in wein- und milchsaurem Ammoniak dagegen beide Farbstoffe; fehlte Chlorcalcium in der Nährlösung, so bildete sie den stahlblauen Farbstoff in weit überwiegender Menge (Thumm). Die violetten und roten Bakterien bilden ihre Farbstoffe am besten, wenn ihnen reichlich von Kohlenhydraten, besonders Stärke, zu Gebote stehen. Deshalb erzielt man besonders kräftige Farberassen durch fortgesetzte Züchtung auf gekochten Kartoffeln, Reis od. dgl. (Migula).

Eine neutrale oder schwach saure Reaktion ist oft für die Farbstoffbildung günstig, während eine stark alkalische und stark saure Reaktion schädlich ist. Schädlich sind ebenfalls hohe Konzentrationen sowie die Stoffwechselprodukte der Bakterien selbst.

Digitized by Google

Eine reichliche Zufuhr von Sauerstoff ist für die Farbstoffbildung in den meisten Fällen notwendig. Viele Farbstoffe werden aus der Zelle als farblos ausgeschieden und nehmen erst unter der Einwirkung des Sauerstoffs die Farbe an.[1]) In Stichkulturen zeigen sich daher die Bakterien in der Regel nur an der Oberfläche gefärbt; wenn sich die Farbe weiter verbreitet, geschieht das dadurch, dass das Substrat den Farbstoff absorbiert. Bei einigen vereinzelten Arten ist jedoch das Verhältnis umgekehrt. *Spirillum rubrum* wächst z. B. gut bei Zutritt von Sauerstoff, es bildet aber seinen roten Farbstoff nur in sauerstofffreiem Medium; ebenso *Diplococcus pyogenes* Pasquale. Auch eine obligat anaërobe Art *Bacillus rubellus* Ogata vermag einen Farbstoff zu erzeugen, welcher weinrot ist.

Was die Temperatur betrifft, so kann man im allgemeinen sagen, dass bei niedrigen Temperaturen sowohl die schönsten als auch am reichlichsten Farbstoffe gebildet werden. Die Maximaltemperatur für die Farbstoffbildung liegt oft niedriger als die für Wachstum und Vermehrung. Eine Reihe von Bakterien als *Bac. prodigiosus*, *ruber*, *kiliensis*, einige *violetten* und *blauen* Bakterien, die bei der Bluttemperatur (37^0) üppig wachsen, können bei dieser Temperatur die Fähigkeit, Farbstoffe zu bilden, ganz oder teilweise verlieren, was man benutzt hat, um farblose Rassen z. B. von *Bac. prodigiosus* zu züchten (Schottelius). Die lipochrombildenden Arten sind gegen hohe Temperaturen widerstandsfähiger.

Unter den farbstoffbildenden Bakterien kennt man nur ein Beispiel, wo das Licht für die Farbstofferzeugung nötig ist, nämlich für *Planococcus ochroleucus* Proove. Den fluoreszierenden Arten ist dagegen diffuses Tageslicht nachteilig (Jordan), und wie das Licht ja im allgemeinen den Bakterien überhaupt schädlich ist (siehe p. 157—162), so natürlich auch der Farbstoffproduktion, wenn es auch nicht diese Funktion

[1]) Vielleicht spielen hier oxydierende Enzyme (Oxydasen) eine Rolle. Siehe im folgenden.

Digitized by Google

vor anderen beeinträchtigt. Da aber das Licht die im ganzen leicht vergänglichen Farbstoffe zerstört, erzielt man dieselben durch Dunkelkulturen am schönsten.

Verhältnisse, die auf Bakterien im allgemeinen schädlich wirken, schwächen natürlich auch die Fähigkeit der Farbstoffproduktion, z. B. elektrische Ströme, Antiseptika u. s. w.

Über die Züchtung von farblosen Rassen aus gefärbten oder umgekehrt siehe später unter „Physiologische Variationen" (§ 4 p. 243 ff.).

B. Enzyme und Gärungsprodukte.

Zu den allerwichtigsten und interessantesten Stoffwechselprodukten gehören die Enzyme oder Fermente.[1]) Da sie für gewöhnlich aus der lebenden Zelle ausgeschieden werden, sind sie echte Exkrete, da sie aber doch für die Ernährung und Energiezufuhr der Zelle — möglicherweise auch für andere Funktionen — die allergrösste Rolle spielen, können sie nicht mit denjenigen Stoffwechselprodukten verglichen werden, deren sich die Zelle entledigt, weil sie für dieselben keinen Gebrauch länger hat. Sie sind eher als ein Werkzeug anzusehen, mit dem die Zellen ihre Umgebungen bearbeiten, um den grösstmöglichen Nutzen aus denselben zu ziehen.

Die Enzyme haben u. a. folgende wichtige Aufgaben: 1. den Nährboden so umzubilden, dass er als Nährstoff verwendbar wird; 2. durch Oxydationen und exothermische Spaltungen Wärme (Energie) zu erzeugen, welche unter gegebenen Verhältnissen den Bakterien eine Lebensbedingung werden kann, oder 3. diese

[1]) Das Wort „Ferment" ist auf eine etwas unglückliche Weise sowohl von den Gärungsorganismen als von den durch diese (oder durch andere Zellen) gebildeten Enzymen gebraucht worden, indem man dann zwischen beziehungsweise „geformten" oder „organisierten" und „chemischen" oder „löslichen" Fermenten unterschied. Unter „Fermenten" dürfen wird doch jetzt nur die letzte Kategorie verstehen (siehe später), wenn wir aber hier die Bezeichnung „Enzyme" gebrauchen, ist kein Missverständnis möglich.

Digitized by Google

beiden Funktionen gleichzeitig auszuüben. Vielerlei deutet ausserdem darauf hin, dass die Enzyme bei Reduktionen und Synthesen wirksam sind, ja, dass dieselben Enzyme, die die exothermischen Zersetzungsprozesse hervorrufen, unter gewissen Umständen die diametral entgegengesetzten Prozesse ausführen und durch Bindung von Wärme die zersetzten Moleküle wieder aufbauen können (siehe unten).[1])

Als Beispiele von Enzymen und die von ihnen hervorgerufenen chemischen Umsetzungen werden wir vorläufig folgende anführen:

Invertase (oder Invertin), ein Enzym, das bei Hefepilzen und vielen Bakterien vorkommt, spaltet ein Molekül Rohrzucker unter Wasseraufnahme (Hydrolyse) zu zwei Molekülen Traubenzucker (1 Mol. Dextrose und 1 Mol. Lävulose) nach der Formel:

$$C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O = \underset{\text{Dextrose}}{C_6H_{12}O_6} + \underset{\text{Lävulose}}{C_6H_{12}O_6}$$

Urase findet sich bei mehreren Bakterien, ist von diesen isoliert und ruft die sogenannte alkalische Harnstoffgärung hervor, indem sie — ebenfalls unter Wasseraufnahme — den Harnstoff zu Ammoniumkarbonat umbildet:

$$CO\begin{matrix}\diagup NH_2 \\ \diagdown NH_2\end{matrix} + 2H_2O = (NH_4)_2CO_3$$

Die Eiweissstoffe und ihre nächsten Verwandten werden in grösserem oder geringerem Grade durch eine Menge von Enzymen beeinflusst; so fällt das Lab dieselben aus ihren Lösungen heraus (Fällung des Kaseïns bei der Gerinnung der Milch), das Pepsin macht sie durch Bildung von Albumosen, Peptonen u. dgl. löslich und diffundierbar, das Trypsin

[1]) Es muss doch bemerkt werden, dass Reduktionen auch exothermisch sein können, wie die Schwefelwasserstoffbildung aus Schwefelblumen, die oft von Bakterien hervorgerufen wird.

Digitized by Google

spaltet sie noch tiefer zu Amidosäuren, Leucin und Tyrosin, ja sogar zu Ammoniak. Diese Enzyme werden mit einem gemeinsamen Namen proteolytisch genannt. Da wir indes die Konstitution der Eiweissstoffe nicht kennen, können diese verschiedenartigen Prozesse nicht durch chemische Formeln ausgedrückt werden.

Allein andere tiefgehende Spaltungen lassen sich besser veranschaulichen, z. B. der Prozess, der bei der Einwirkung des aus den Hefezellen neulich isolierten Enzym, Zymase, auf Traubenzucker vor sich geht, wo der Zucker in Alkohol und Kohlensäure gespalten wird:

$$C_6 H_{12} O_6 = 2 C_2 H_5 OH + 2 CO_2.$$

Vielleicht wird es auch Enzymen zuzuschreiben sein, wenn Bakterien das Zuckermolekül auf andere Weise spalten, z. B.:

$C_6 H_{12} O_6 = 2 C_3 H_6 O_3$ (Milchsäure)
$C_6 H_{12} O_6 = 2 CO_2 + H_2 O + C_4 H_8 O_2$ (Buttersäure)
$C_6 H_{12} O_6 = 3 C_2 H_4 O_2$ (Essigsäure).

Andere Enzyme spalten die Fette in Glycerin und freie Fettsäuren (Lipasen) oder Glykoside in Traubenzucker und verschiedene aromatische Verbindungen (Emulsin, Myrosin u. a.).

In den letzten Jahren sind ausserdem eine Reihe von oxydierenden Enzymen, Oxydasen, isoliert worden, auch wurde aus Pferdenieren ein Enzym extrahiert, das Nitrate zu Nitriten reduziert (Abélous & Gĕrard). Und da wir oft augenfällige Oxydationen (Essigsäurebildung aus Alkohol, Nitrifikation u. s. w.) und Reduktionen (Denitrifikation, Sulfatreduktion, Schwefelwasserstoffbildung aus Eiweissstoffen u. s. w.) von Bakterien hervorgerufen sehen, so ist es wahrscheinlich, dass mehrere dieser Prozesse auch durch Enzyme, die von den betreffenden Bakterien erzeugt sind, verursacht werden.

Ein Teil der Änderungen, die die Stoffe durch die Einwirkung von Enzymen erleiden, ist vielleicht von rein physikalischer Beschaffenheit, wenn z. B. — jedenfalls dem An-

Digitized by Google

schein nach — nur die Konsistenz oder die Lösbarkeit des Stoffes geändert wird. Dies gilt vielleicht z. B. in den ersten Phasen der Umbildung der Stärke durch Diastase und bei den früher erwähnten Änderungen der Eiweissstoffe durch die Einwirkung von peptischen Enzymen. Möglicherweise sind einige Gerinnungsphänomene von ähnlichem, physikalischem Charakter.

In der unten mitzuteilenden Übersicht über die wichtigsten Bakterienenzyme spielen diese Verhältnisse eine wichtige Rolle, da wir vorläufig kein anderes Einteilungsprinzip für dieselben besitzen, als ihre Reaktionen auf den von ihnen beeinflussten Substraten.

Was die **Enzyme** in chemischem Sinne sind, wissen wir nämlich zur Zeit gar nicht. Keins derselben ist bis jetzt in reinem Zustande hergestellt worden, und ihre Zusammensetzung hat daher nicht ermittelt werden können. Einige Forscher (de Jager, Arthus, Sebelien) haben sogar die Hypothese ausgesprochen, dass sie gar nicht Stoffe sind, sondern dass sie wie Wärme, Licht, Elektrizität u. s. w. nur Eigenschaften der Stoffe (*imponderabilia*), besondere Energieformen darstellen. Was sie nun auch sein mögen, so ist es für den Gedanken ganz unmöglich, sich dieselben, sowie andere Naturkräfte vorzustellen, wenn sie nicht an bestimmte Stoffe geknüpft sind. Ebenso wie es nur einige wenige Metalle giebt, die magnetisch werden, so giebt es auch nur einige bestimmte Stoffe, die enzymatisch werden können, und wir wollen daher vorläufig davon ausgehen, dass wir es hinsichtlich der Enzyme mit Stoffen zu thun haben.

Während man dieselben oder ähnliche Reaktionen wie diejenigen, die für die Enzyme charakteristisch sind, durch verdünnte Säuren und Alkalien, gespannte Wasserdämpfe, hohe Wärme, Licht und elektrische Ströme hervorrufen kann, so verdanken alle eigentlichen Enzyme in diesem Begriffe, wie wir sie hier fassen, einer lebenden Zelle ihre Entstehung, und es ist nicht gelungen, einem Stoffe künstlich enzymatische Eigenschaften zuzuführen. Daher zeigen sie, selbst wenn sie ausserhalb der lebenden Zelle wirken, grosse Übereinstimmung mit dieser in ihrer Abhängigkeit von äusseren Faktoren. Bisweilen werden sie von der lebenden Zelle selbst ausgeschieden, oder man kann sie ganz einfach durch Wasser oder Glycerin extrahieren, in anderen Fällen treten sie erst durch die Zellmembran, wenn die Zelle getötet ist, und in aber anderen Fällen ist eine Zerstörung der Zellwand nötig, um sie

Digitized by Google

freizumachen. Möglicherweise sind sie mitunter so empfindlich äusseren Einwirkungen gegenüber, dass sie sich gar nicht von dem lebendigen Protoplasma isolieren lassen.

Wenn es gelingt, die Enzyme in Lösung zu erhalten, lassen sie sich in der Regel mit starkem Alkohol fällen, vertragen alsdann Austrocknung und in trockenem Zustande oft Temperaturen von über 100°. Frische trockene Invertase soll sogar eine Erhitzung bis auf 160° vertragen können (Salkowski), Trypsin bis auf 170° (A. Schmidt). In trockenem Zustande vermögen sie ausserdem ihre charakteristischen Eigenschaften (ihre Fermentativvermögen) lange Zeit, mitunter jahrelang, zu bewahren.

Bei den Analysen, die an den „reinsten" Enzymen vorgenommen sind, hat man immer Kohlenstoff, Sauerstoff, Wasserstoff und Stickstoff gefunden, letzteren freilich in bedeutend wechselnden Mengen (von 5—17 %). Demnach kann man ruhig davon ausgehen, dass bei den Alkoholfällungen zugleich eine Menge von Unreinigkeiten niederschlägt und eine fortgesetzte „Reinigung" hat immer eine Schwächung der fermentativen Kraft zur Folge.

Besonders charakteristisch für die Enzymwirkungen, im Gegensatz zu ähnlichen durch Säuren, gespannte Wasserdämpfe, Licht u. dgl. hervorgerufenen Prozessen, ist, dass jedes einzelne Enzym nur einen ganz bestimmten, oder einige wenige, nahe verwandte Stoffe beeinflusst, während z. B. alle Säuren jeden beliebigen Stoff hydrolysieren, der sich auf diese Weise überhaupt hydrolysieren lässt. Die Enzyme sind somit stark individualisiert.

Wie die meisten anderen Stoffe wirken sie nur in gelöstem Zustande, trotzdem sie oft andere ungelösten Stoffe angreifen und zur Lösung bringen können (Pepsin). Ihre Wirkungen sind aber in höchstem Grade vom Einfluss der äusseren Faktoren abhängig. Einige wirken z. B. gar nicht in rein wässeriger (neutraler) Lösung, sondern fordern die Gegenwart einer Säure oder eines Alkali, wenn auch in äusserst geringer Menge. Für die meisten ist eine saure Reaktion notwendig, und die anorganischen Säuren haben in der Regel den stärksten Einfluss. Von der neutralen Reaktion steigt die Wirkung, bis ein gewisser Säure- bezw. Alkaliprozentsatz (wenige Promille) erreicht ist, über das Optimum hinaus nimmt aber die Enzymwirkung sehr jäh ab, und stärkere Konzentrationen zerstören sehr schnell das Enzym, so dass es trotz Neutralisation unwirksam bleibt. Verschiedene Metallsalze und Antiseptika besitzen eine ähnliche Wirkung, die oft an den Einfluss dieser Stoffe auf die Lebensfunktionen der Mikroorganismen erinnert (siehe p. 168 ff.). Obgleich die Enzyme Antiseptika gegen-

Digitized by Google

über sich höchst verschieden verhalten, so sind sie jedoch in der Regel in dieser Beziehung widerstandsfähiger als die lebendigen Zellen, weshalb man in der Zugabe solcher Stoffe oft ein Mittel erhält, Enzymwirkungen von anderer Protoplasmathätigkeit zu isolieren.

Von den physikalischen Faktoren ist die Temperatur diejenige, die den augenfälligsten Einfluss hat. Wenn Säuren und Alkalien hydrolysierend wirken, so steigt die Wirkung mit der Temperatur unbegrenzt (die Anwesenheit von Metallsalzen und Antiseptika sind hier in der Regel auch ohne Einfluss), bei den Enzymen dagegen wirkt die Temperatursteigung von einigen Graden über Null (Minimum) nur so weit fördernd, bis ein gewisser Punkt, das Optimum, erreicht ist. Über dieses hinaus nehmen die Enzymwirkungen jäh ab, und man erreicht schnell eine Temperatur, bei der das Enzym zerstört wird. Das Optimum liegt gewöhnlich zwischen 40° und 60° und kann sogar höher liegen (für Diastase unter gewissen Verhältnissen bei 63°); das Maximum liegt immer unter 100°, selten über 70°. Andererseits vertragen mehrere Enzyme weit unter Null abgekühlt zu werden, ohne ihre Fermentativvermögen bei neuer Erwärmung eingebüsst zu haben. — In wässeriger Lösung werden die Enzyme schnell durch das Sonnenlicht zerstört, während sie in trockenem Zustande durch dieses Agens nicht beeinflusst werden. — Da sie den elektrischen Strom so gut wie gar nicht leiten, so ist derselbe praktisch ohne direkten Einfluss auf Enzymwirkungen.

Einige Enzyme heben gegenseitig ihre Wirkungen auf einander auf; z. B. zerstören peptonisierende Enzyme mehrere andere (Zymase).

Bei einigen Enzymen sind nur rein minimale Mengen nötig, um sehr beträchtliche Wirkungen hervorzurufen. Das Labenzym kann z. B. im Laufe weniger Minuten Kaseïn, vom mehrmal Hunderttausendfachen des eigenen Gewichts zum Gerinnen bringen, und bei mehreren anderen gilt ähnliches. Doch ist es nicht gleichgültig, wie viel Enzym hinzugethan wird. Bis zu einer gewissen Grenze steigt die Wirkung mit der Menge des Enzyms, dieselbe Enzymmenge kann aber alsdann auch die Wirkung lange Zeit fortsetzen und fortwährend neue Mengen eines hinzugesetzten Stoffes umbilden, namentlich wenn die gebildeten Produkte entfernt werden. Diese wirken nämlich in der Dauer auf das Enzym nachteilig, und oft hört die Thätigkeit desselben auf, wenn ein gewisser Prozentsatz eines Stoffes umgebildet ist. Bei einem einzelnen Enzym (Maltase, welches Maltose in zwei Moleküle Dextrose spaltet) wird (von Hill 1898) angegeben,

Digitized by Google

dass die Spaltung aufhört, wenn ein Gleichgewichtspunkt erreicht ist, und dass dasselbe Enzym über diesen Punkt hinaus den gerade entgegengesetzten Prozess ausführen kann: nämlich Dextrose zu Maltose umzubilden (eine Synthese).[1])

Obgleich in der Wirkungsweise der Enzyme vieles ist, was an den Einfluss des Funkens auf das Pulver erinnert, so brauchen die meisten Enzymprozesse doch eine recht merkbare Dauer und können mitunter Tage lang anhalten.

Die erwähnten Verhältnisse bei den Enzymreaktionen deuten darauf, dass die Enzyme mit den von ihnen beeinflussten Stoffen keine dauernden Verbindungen eingehen.

Oft werden die Enzyme in inaktiver Form als sogenannte Proenzyme oder Zymogene ausgeschieden, welche erst durch Zusatz von Säuren oder ähnlichen „zymoplastischen" Agentien aktiv werden.

Wegen des spezifischen Charakters der Enzyme (d. h. des Umstandes, dass jedes derselben nur einen oder wenige nahe verwandte Stoffe beeinflusst) giebt es eine grosse Anzahl derselben und sie sind namentlich bei den Bakterien reich repräsentiert. Eine einzelne Bakterie kann mehrere Enzyme bilden; welche aber und wie viel von denselben gebildet werden, ist oft von den äusseren Umständen abhängig. Übrigens wissen wir nicht viel über die Bedingungen für die Enzymbildung, da aber dieselbe eine Funktion der Zelle wie manche andere ist, so wird sie im allgemeinen von allen solchen Verhältnissen gestört, die den Lebensäusserungen im ganzen nachteilig sind (hohe Temperaturen, Antiseptika u. s. w.).

Vorzugsweise scheinen die Enzyme gebildet zu werden, wenn für dieselben Verwendung ist, z. B. wenn die Bakterien irgend einen Nährboden antreffen, den sie nicht direkt zu assimilieren vermögen, oder wenn ihnen der freie Sauerstoff entzogen wird. Eine sehr grosse Menge Bakterien führen proteolytische, meist tryptische Enzyme, was sich dadurch leicht kenntlich macht, dass sie die Gelatine verflüssigen. Dieses Verhalten ist zur systematischen Unter-

[1]) Dies ist später der Hauptsache nach von Emmerling bestätigt worden, und auch für andere Enzyme z. B. für die Lipase (p. 212) wurde die Umkehrbarkeit ihre Wirkung nachgewiesen (Kastle & Loevenhart, Hanriot).

Digitized by Google

scheidung der Arten verwertet worden, nun zeigt sich aber, dass die Fähigkeit, Gelatine zu verflüssigen, oft verloren geht, wenn eine gewisse Zuckermenge hinzugesetzt wird, so bei *Bacillus* (*Proteus*) *vulgaris* (Kuhn). Nur wenige Bakterien bilden proteolytische Enzyme, wenn sie auf eiweissfreiem glycerinhaltigen Substrat, oder wenn sie in einer Atmosphäre von Wasserstoff oder Stickstoff gezüchtet werden, obgleich diese Gase an und für sich auf die Enzymwirkung keinen Einfluss haben (Fermi). Wenn gewisse Milchsäurebakterien längere Zeit auf nicht zuckerhaltiger Gelatine gezüchtet werden, verlieren sie oft die Fähigkeit, Milch gerinnen zu lassen und Milchsäure aus Milchzucker zu bilden (eine Fähigkeit, die sie doch in der Regel später wieder gewinnen können), und *Bacillus coli*, der sich sonst durch die Fähigkeit auszeichnet, die verschiedenen Zuckerarten vergären zu können, kann ebenfalls diese Fähigkeit verlieren, wenn er einige Zeit in einer Asparagin-Salzlösung gezüchtet wird, obgleich er auf diesem Nährboden vortrefflich gedeiht (C. O. Jensen). Wenn Bakterien andererseits sich auch allmählich an ein gewisses Substrat gewöhnen können, auf dem sie anfangs nur schlecht gediehen, so beruht dies sicher darauf, dass sie die Fähigkeit erlangen, ein Enzym zu erzeugen, das das Substrat als Nährstoff verwendbar macht oder gar in Gärung versetzen kann.

Die Variationen der Bakterien in Bezug auf Gärungsvermögen sind demnach wahrscheinlich auf ihre verschiedene Fähigkeit, bestimmte Enzyme zu bilden, zurückzuführen, ein überaus interessantes Verhältnis, zu dem wir später kurz zurückkehren werden. —

Wie schon früher berührt, sind die Bakterien nicht die einzigen Lebewesen, die Enzyme bilden können. Sowohl andere Mikroorganismen (namentlich Hefe- und Schimmelpilze) als auch höhere Pilze und wohl alle Pflanzen und Tiere überhaupt bedienen sich derselben in ausgedehntem Masse, und man kann dieselben oft leicht nachweisen, indem man sie durch Wasser oder Glycerin extrahiert, worauf man sie ausserhalb der lebenden Zelle wirken lassen kann. Alle keimende Samen

Digitized by Google

sind reich an Enzymen, und in dieser Beziehung besonders bekannt ist der tierische Verdauungskanal (Speichel, Magensaft, Pankreassekret), in welchem sie dadurch eine ungeheuer wichtige Rolle spielen, weil sie die Nahrungsmittel so umbilden, dass sie als wirkliche Nährstoffe durch die Wände des Darms und des Magens ins Blut aufgenommen werden können. Dies würde unsere Darstellung nicht angehen, wenn wir hier nicht Prozesse träfen, die mit denen der Mikroorganismen ganz analog sind, nämlich die sogenannten Gärungen, welche man ja als für die Mikroorganismen besonders charakteristisch hat ansehen wollen.

Der Begriff **Gärung** wurde auf viele verschiedene Weisen definiert, indem er bald alle mikrobiellen Stoffumbildungen von mehr durchgreifender Natur umfasste, bald nur solche, bei denen eine Luftentwickelung stattfindet, bald nur als die Zersetzung der Kohlenhydrate verstanden wurde, während man die „Fäulnis" der Eiweissstoffe als etwas für sich ansah. In der Regel hat man jedoch unter Gärung nur chemische Umwandlungen verstanden, die mit den Lebensprozessen der Mikroben untrennbar verbunden und durch grosse und augenfällige Wirkungen von verhältnismässig kleinen Ursachen besonders charakteristisch waren. Man unterschied daher früher zwischen diesen „echten" Gärungen und Enzymwirkungen, die man wohl bisweilen als „unechte" Gärungen bezeichnete, indem die letzteren Spaltungen von weniger tiefgehender Natur sein und ausserhalb der lebenden Zelle geschehen sollten.

Diese Unterscheidung zwischen echten und unechten Gärungen lässt sich aber nach den Forschungsergebnissen der letzten Jahre auf diesem Gebiete nicht länger aufrecht erhalten. Eins der wichtigsten Argumente gegen dieselbe ist die Entdeckung Ed. Buchners (1896—97), dass man aus Hefezellen nach Quetschung beim Druck von mehreren Hunderten Atmosphären einen Saft, den Presssaft, extrahieren kann, welcher ohne Mitwirkung der lebenden Zellen und ungefähr mit derselben Intensität wie diese im stande ist, verschiedene Zuckerarten zu Alkohol und Kohlensäure zu vergären.

Digitized by Google

Buchner erklärt dies so, dass der Presssaft ein Enzym enthalten muss, welches er Zymase genannt hat, das die Fähigkeit besitzt, das Zuckermoleküle in der angeführten Weise zu spalten. Später gelang es ihm, den Saft einzudampfen und den Eindampfungsrest zu trocknen, ohne dass derselbe diese Fähigkeit verlor. Auf dem Carlsberg-Laboratorium in Kopenhagen ist es ausserdem gelungen, die heftigste Alkoholgärung in starken Rohrzuckerlösungen (bis 50 %) durch Hefezellen hervorzurufen, die nach Auswaschen und Trocknen in der Luft sowie mehrtägiges Trocknen im Vakuum bei 38°, oder über Schwefelsäure bei gewöhnlicher Temperatur, 6 Stunden in einer Temperatur von 100° gehalten wurden. Hierdurch waren die Zellen unweigerlich getötet worden, d. h. sie hatten für immer die Fähigkeit sich zu ernähren und vermehren verloren, nichtsdestoweniger bewahrten sie ihr Gärungsvermögen fast ungeschwächt ungefähr drei Jahre lang. Später (1900) gelang es Buchner & Albert durch Alkohol und Äther aus dem Presssaft einen Stoff herauszufällen, der nach Trocknung und erneuerter Lösung in Wasser noch im stande war Zucker zu vergären. — Demnach ist also bewiesen, dass eine der meist typischen und tiefstgehenden Spaltungsgärungen ohne die direkte Mitwirkung der lebenden Zelle geschehen kann. Es ist also Grund vorhanden, anzunehmen, dass es sich auf dieselbe Weise mit anderen „echten" Gärungen wie die Milchsäure- und Buttersäuregärung u. s. w. verhalten kann, welche ja von Bakterien bewirkt werden. Schon 1878 gelang es übrigens Musculus, die alkalische Harnstoffgärung durch ein Enzym hervorzurufen, das er im Harn bei einem Blasenkranken ausgeschieden fand, und das er Urase nannte. Später ist es anderen gelungen, dasselbe aus harnstoffgärenden Bakterien zu isolieren (Sheridan Lea, Miquel).

Hierzu kommt, dass die Alkohol- und Kohlensäurebildung, die in den Geweben der höheren Pflanzen (bei der intramolekularen Respiration) stattfinden, wenn sie vom freien Sauerstoff ausgeschlossen sind, in so vielen Beziehungen an die

Digitized by Google

Gärungsprozesse erinnern (Bérard, Pasteur, Lechartier & Bellamy u. s. w.), ferner dass wir jedenfalls nur gezwungen einen anderen Namen als Gärung für das Phänomen finden können, dass Erbsen, die in eine Rohrzuckerlösung hineingelegt werden, nicht nur dieselbe invertieren (d. h. zu Traubenzucker umbilden), sondern auch dieselbe weiter zu Alkohol und Kohlensäure vergären (Godlewski & Polzeniusz). Ja, es gelang sogar (Effront) aus Kirschen einen Saft zu extrahieren, welcher 15 prozentigem Rohrzucker und 1 % Chloroform hinzugethan, sowohl den Zucker umbildet als auch grosse Mengen desselben zu Alkohol und Kohlensäure umwandelt. Es ist demnach unzweifelhaft, dass wir auch bei höheren Pflanzen die Zymase verbreitet finden.

Endlich muss darauf aufmerksam gemacht werden, dass wir durch die Entdeckung der oxydierenden Enzyme, der Oxydasen (Hikorokuro Yoshida, Bertrand), die im Pflanzenreich weit verbreitet sind, Analogieen zu den durch Bakterien (Nitrifikations- und Essigsäurebakterien) hervorgerufenen Oxydationen gefunden haben, wie auch diejenigen tiefgehenden Zerlegungen der Eiweissstoffe (zu Leucin, Tyrosin, Ammoniak), die von dem Pankreassaft durch proteolytische Enzyme hervorgerufen werden können, vor den „echten" von den Fäulnisbakterien bewirkten Gärungen nicht zurückstehen.

Hernach wird es etwas schwer, eine Definition der Gärung zu geben. Im allgemeinen müssen wir wohl hierunter verstehen: Zersetzungsvorgänge, die durch Enzyme bewirkt werden. Die Möglichkeit ist aber nicht ausgeschlossen, dass einige derjenigen Gärungen, deren Enzym wir nicht isoliert haben, durch andere Mittel bewirkt werden können.

Obgleich es nicht die Absicht dieser Darstellung ist, bei den einzelnen Gärungen die Details zu erörtern,[1]) so wollen wir doch, um einen Begriff vom chemischen und physiologischen

[1]) Ausser den p. 101 genannten Handbüchern sei hierüber auf folgende Werke hingewiesen: Jean Effront: *Les enzymes et leurs applications*, Bruxelles 1899, Carl Oppenheimer: Die Fermente und ihre Wirkungen, Leipzig 1900.

Digitized by Google

Charakter einer Gärung zu geben, eine einzelne etwas ausführlicher behandeln, und wir wählen zu diesem Zweck eine von denen, die im täglichen Leben am häufigsten vorkommt, nämlich:

Die Milchsäuregärung. Diese Gärung kann von einer grossen Anzahl von Bakterien hervorgerufen werden. Erstens sind hierbei die sogenannten eigentlichen Milchsäurebakterien wirksam, zu denen z. B. *Bacillus acidi lactici* Hueppe *Bacterium* und *Streptococcus acidi lactici* Grotenfelt, *Micrococcus acidi lactici* Marpmann, *Micrococcus lactis I* und *II* Hueppe und mehrere von Weigmann, v. Freudenreich, Leichmann, Schardinger, Storch u. a. beschriebenen Formen gehören. U. a. können aber auch mehrere pathogenen Arten wie Coli, Typhus und Cholera diesen Prozess verrichten. Das ist also der Grund, weshalb die Milchsäuregärung so allgemein ist. Nicht nur tritt sie ja spontan in Milch auf, sondern auch Lösungen von Zuckerarten, Pflanzeninfusen, Bierwürze und ähnliches, das der Einwirkung der Luft ausgesetzt ist, geraten leicht in Milchsäuregärung. Ausserdem entsteht oft Milchsäure bei dem tierischen Stoffwechsel, so bei der Muskelwirksamkeit, weshalb sie mitunter im Harn nachweisbar ist. In solchen Fällen ist es sehr wahrscheinlich, dass sie durch ein Enzym verursacht wird.

Zahlreiche Stoffe können in Milchsäuregärung geraten, so vor allen die einfachsten Hexosen als Glykose, Fruktose und Galaktose, ferner Saccharose und Laktose, die dann vorher hydrolysiert werden müssen, aber auch Pentosen wie Arabinose und Rhamnose oder mehratomige Alkohole wie Mannit, Dulcit und Glycerin. Möglicherweise kann die Milchsäure auch durch die Zersetzung der Eiweissstoffe entstehen.

Wir kennen die chemischen Umwandlungen, die bei der Gärung stattfinden, nicht genau, wo es sich aber um das Hexosemolekül handelt, könnte man sich dasselbe einfach zu zwei Molekülen Milchsäure gespaltet denken, indem

$$C_6 H_{12} O_6 = 2\, C_3 H_6 O_3 \text{ wird.}$$

Dass aber der Vorgang gewöhnlich nicht so einfach ist, geht teils daraus hervor, dass ja andere Stoffe als

Digitized by Google

Hexosen in Milchsäuregärung geraten können, teils daraus, dass nie das volle Quantum Zucker zu Milchsäure umgebildet werden kann, und dass neben dieser eine Reihe von Nebenprodukten (Kohlensäure, Alkohol, Ameisensäure, Essigsäure etc.) gebildet werden, bisweilen sogar in grösseren Mengen (Essigsäure) als das Hauptprodukt. Etwas wird ja ausserdem beim Wachstum und bei der Vermehrung der Mikroorganismen und durch den intercellularen Stoffwechsel verbraucht.

Von den existierenden Modifikationen der Milchsäure wird gewöhnlich die optisch inaktive Form (die α-Oxypropionsäure, Äthyliden- oder Gärungsmilchsäure, $CH_3 — CH\,OH — COOH$) gebildet. Aber gleichzeitig mit dieser können auch eine oder beide optisch aktiven, stereoïsomeren Komponenten, die Rechtsmilchsäure (auch Para- oder Fleischmilchsäure genannt) und die Linksmilchsäure entstehen. Mitunter entsteht überhaupt nur die eine derselben und zwar am häufigsten die rechtsdrehende, und also nichts von der inaktiven Form. Die einzelnen Bakterien bilden unter gleichartigen äusseren Verhältnissen immer dieselbe Modifikation, aber Änderungen des Substrates oder der Temperatur können sie mitunter zur Erzeugung der entgegengesetzten Form veranlassen. Beispielsweise vermögen Formen, die unter gewöhnlichen Kulturbedingungen die Rechtssäure bilden, die Linkssäure zu erzeugen, wenn sie bei 50° gezüchtet werden (Leichmann). Wahrscheinlich entsteht bei der Spaltung des Zuckermoleküls erst immer die optisch inaktive, racemische Form. Da aber die Bakterien wahrscheinlich die Säure als Nährstoff und zwar eine der optisch aktiven Komponenten benutzen, so bleibt die andere zurück (siehe p. 130—131). Hierauf deutet, dass es gelungen ist, eine optisch inaktive Milchsäure durch *Bacillus coli* (Leukowitsch) optisch aktiv zu machen, oder dass optisch inaktiver, milchsaurer Kalk nach einer Gärung intensiv links drehte (Percy Frankland, Peré).

Die Nebenprodukte können teils von den Gärungsprozessen selbst herrühren, indem sie vielleicht durch die Wirk-

Digitized by Google

samkeit des eventuellen Milchsäureenzyms, vielleicht durch besondere Enzyme gebildet wurden, teils mögen sie als unmittelbare Stoffwechselprodukte, die aus der Zelle als wertlos ausgeschieden werden, anzusehen sein.

Wie die Bakterien die Fähigkeit, Milchsäure zu bilden, erwerben oder verlieren können, wurde oben (p. 217) erwähnt. Milchsäuregärung erregen zu können ist also keine Eigenschaft, die mit dem Stoffwechsel bestimmter Bakterien unlöslich verbunden ist. Unter veränderten äusseren Verhältnissen können dieselben Bakterien dagegen ganz andere Gärungen hervorrufen.

Dass die Milchsäuregärung einer Enzymwirkung geschuldet wird, darauf deutet, ausser dem eben Gesagten, zugleich der Umstand, dass man durch Zusatz von gewissen Metallsalzen (schwefelsaurem Kupferoxyd, Sublimat) in sehr geringen Mengen die Vermehrung der Bakterien unterdrücken kann, während ihre Gärungsvermögen gleichzeitig gestärkt wird (Richet). Noch ist es aber nicht gelungen, dieses Enzym zu isolieren.

Natürlich beeinflussen zahlreiche äussere Faktoren den Verlauf der Gärung, da es sich aber hier um so viele verschiedene Bakterien handelt, ist es schwer hierüber etwas Allgemeines zu sagen. So stellen die verschiedenen Arten verschiedene Ansprüche an die Zusammensetzung des Nährsubstrates, an den Zutritt oder die Fernhaltung des freien Sauerstoffs, an die Temperatur u. s. w. Das Optimum liegt gewöhnlich bei 30°—35°; es finden sich aber auch thermophile Milchsäurebakterien, die bei 50° oder darüber wohl gedeihen. Sämtliche sind ausserdem, wenn auch in verschiedenem Grade, gegen die von ihnen selbst gebildete Säure empfindlich. Nur wenn diese durch Zusatz von Kalcium-, Magnesium-, Zinkkarbonat od. dgl. neutralisiert wird, kann der Prozess fortfahren, nachdem Bruchteile eines Prozentes Milchsäure gebildet sind. —

Aus diesen Details einer typischen Bakteriengärung wird hervorgehen, wie kompliziert eine solche in Wirklichkeit sein kann, selbst wenn man mit Reinkulturen von Bakterien arbeitet. Denn nicht nur kann sie von vielen verschiedenen Arten er-

Digitized by Google

regt werden, wo jede ihre Nebenprodukte und ihre besondere Modifikation des Hauptproduktes erzeugt, sondern es ist ja sogar noch wahrscheinlicher, dass mehrere Enzyme gleichzeitig von der einzelnen Zelle wirken, und dass das Zusammenspiel mit den äusseren Verhältnissen geändert werden kann. Da viele andere der in der Natur vorkommenden Gärungen ebenso oder gar mehr kompliziert wie die Milchsäuregärung sind, so fällt es oft recht schwer, sie auf ihren richtigen Platz in einer Übersicht, wie die unten folgende, die eine Art System der Gärungsphänomene sein sollte, unterzubringen.

Zwei verschiedene Prozesse begleiten oft einander: vor der tiefergehenden Spaltung (Dekomposition) geht eine weniger tiefgehende Hydrolyse durch ein besonderes Enzym vorauf, wenn eine kondensierte Verbindung wie ein Poly- oder Disaccharid oder ein Eiweissstoff, der nicht unmittelbar dekomponiert werden kann, vorliegt. Ebenfalls geht eine Ausfällung, (Koagulation, Gerinnung), eines gelösten Eiweissstoffes oft vor einer weiteren Zerlegung voraus. Einige Gärungen sind ja ausserdem in dem Sinne zusammengesetzt, dass mehrere Mikroorganismen gleichzeitig auf dasselbe Substrat einwirken. Das gilt z. B. in Bezug auf die Kefirgärung, den Reifungsprozess des Käse, „Fäulnis" u. s. w.

Wir ordnen also die von den Bakterien hervorgerufenen Gärungen zuerst nach ihrem chemischen (oder physikalischen) Charakter, je nachdem sie (hauptsächlich) in Oxydationen, Reduktionen, Hydrolysen u. s. w. bestehen, darauf nach den gärenden Stoffen, und endlich, wenn dieselben Stoffe in verschiedene Gärungen geraten können, nach dem Hauptgärungsprodukt, wonach die Gärungen im allgemeinen Namen erhalten haben (wie Milch-, Buttersäuregärung etc.). In einzelnen Fällen ist es jedoch schwer anzugeben, welcher Stoff das Hauptprodukt ist, wie bei den bunten Dekompositionen der Eiweissstoffe; hier wurde deshalb eine andere Sonderung gewählt, nämlich nach den Enzymen (Peptase und Trypsingärung).[1])

[1]) Die Nomenklatur der Enzyme sowie der Bakterien selbst ist zur Zeit so verwirrt, dass ein Versuch, sie zu reformieren, an diesem Ort nur

Digitized by Google

Oxydationen.

Oxydierende Enzyme, Oxydasen, sind bisher noch nicht aus den Bakterien isoliert worden, da sie aber allgemein im Pflanzen- und Tierreich vorkommen, so ist es wahrscheinlich, dass sie bei folgenden Gärungen, die Bakterien geschuldet werden und in einer Übertragung des freien Sauerstoff auf einen gärungsfähigen Stoff bestehen, wirksam sind:

1. Oxydation von Äthylalkohol zu Essigsäure bei der Essigsäuregärung, hervorgerufen von mehreren verschiedenen Bakterien, z. B. den 3 von Zopf und E. Chr. Hansen beschriebenen Arten *Bacterium aceti, Pasteurianum* und *Kützingianum*, sowie von *Bact. xylinum* Brown und von mehreren von Wermischeff, Henneberg u. a. beschriebenen Formen. Man denkt sich, dass die Gärung in zwei Abschnitten verläuft, indem Acetaldehyd als Zwischenglied gebildet wird:

$$C_2 H_5 OH + O = CH_3 COH + H_2 O$$
$$CH_3 COH + O = CH_3 COOH.$$

Die Essigsäurebakterien bilden eigentümliche Belege, die sogenannten „Kahmhäute"; sie wirken in bis 10 % Alkohol und am besten, wenn ca. 2 % Essigsäure gebildet ist. Minimum ist 4°—8°, Optimum 25°—35°; über 35° bilden die Bakterien leicht Involutionsformen (Hansen) siehe p. 78—82.

2. Mehratomige Alkohole können durch *Bacterium xylinum* zu einer entsprechenden Zuckerart oxydiert werden z. B. Sorbit zu Sorbose, Mannit zu Fruktose u. s. w. (Bertrand).

3. Glykose wird zu Glykonsäure durch *Micrococcus oblongus* (Boutroux), Xylose zu Xylonsäure durch *Bacterium xylinum* oxydiert (Bertrand).

4. Die Oxydation des Ammoniaks zu Nitrit und die weitere Oxydation des letzteren zu Nitrat, die sogenannte Nitrifikation, wird von wenigstens zwei verschiedenen Bakterien bewerkstelligt. Siehe p. 109—110 und 121—122.

5. Über die Oxydation des Schwefelwasserstoffs

wenig nützen würde. Wir benutzen daher für die Enzyme diejenigen Namen, die am häufigsten gebraucht wurden, ausgenommen dort, wo kein Missverständnis durch eine geänderte Endung entstehen kann („Invertase" für „Invertin," „Peptase" für „Pepsin").

Digitized by Google

zu Schwefel und Schwefelsäure durch Schwefelbakterien siehe p. 123—125 und 134.

6. Über die Oxydation von Eisenoxydul zu Eisenoxyd siehe p. 125.

Reduktionen.

Bei mehreren der unten erwähnten Spaltungsgärungen geschieht eine Entbindung von Wasserstoff, der *in statu nascendi* zur Bildung von Schwefelwasserstoff, Ammoniak, Phosphorwasserstoff, Kohlenwasserstoffgasen, Wasser u. dgl. führen kann. Doch können diese Stoffe auch durch Spaltungen von höheren Molekülen gebildet werden oder unmittelbare Stoffwechselprodukte sein; es ist aber sehr schwierig genau zu entscheiden, woher sie ihren Ursprung haben. Reduktionen sind übrigens bei Bakterien überaus allgemein und werden leicht durch selen- und tellursaurem Natron nachgewiesen, da diese Stoffe zu beziehungsweise rotem Selen und schwarzem Tellur reduziert werden (Scheuerlen, Klett), ebenso durch Farbstoffe wie Lakmus, Methylenblau oder Indigo, die entfärbt werden (Cahen). Da gewisse Nährsubstrate, z. B. Agar, auch an sich die Fähigkeit besitzen, Stoffe wie Methylenblau zu entfärben, und da z. B. indigoschwefelsaures Natron ein farbloses Oxydationsprodukt bildet, so sind bei der Versuchsanstellung viele Vorsichtsmassregeln zu treffen (Alfr. Wolff). Eine Reduktionsfähigkeit kommt z. B. mehreren Milchsäurebakterien, den meisten derjenigen, die Gelatine verflüssigen, und pathogenen Formen wie Coli und Typhus, nach Wolff besonders den Anaërobionten, zu. Einige Forscher (Klett) meinen, dass die Reduktion in der Zelle stattfindet, und dass der Sauerstoff dort zur Respiration verwendet wird, andere (Fr. Müller), dass sie durch ausgeschiedene Stoffwechselprodukte (vielleicht reduzierende Enzyme) geschieht.

Von den wichtigsten hierher gehörenden Gärungen mögen erwähnt werden:

1. Die Reduktion von Nitraten zu Nitriten und weiter zu freiem Stickstoff und Ammoniak durch die sogenannte Denitrifikation, die durch mehrere verschiedenen,

Digitized by Google

von Stutzer, Sewerin, Schirokikh, Hj. Jensen u. a. beschriebenen Bakterienarten hervorgerufen werden. Damit dieser Prozess zu Stande komme, ist das Vorhandensein von Kohlenhydraten (namentlich von Traubenzucker) notwendig (Hj. Jensen). Einige hegen daher die Anschauung, dass es der bei der Spaltung dieser Kohlenhydrate entbundene Wasserstoff ist, der bei der Reduktion wirkt (K. Wolff).

2. Schwefelwasserstoffbildung begleitet sehr oft den Stoffwechsel der Bakterien und ist in einigen Fällen ein deutlicher Gärungsprozess, so wenn der Schwefelwasserstoff durch Reduktion von Sulfaten unter der Lebenswirksamkeit des obligat anaëroben *Spirillum desulfuricans* (Beijerinck) oder aus reinem Schwefelpulver, das einer Nährstofflösung hinzugesetzt wird, entsteht. Letzteres wird von sehr vielen Bakterien bewerkstelligt. Sehr häufig wird auch der Schwefelwasserstoff durch Abspaltung aus den Eiweissstoffen gebildet, wo er also eher ein unmittelbares Stoffwechselprodukt ist oder zu den Nebenprodukten bei den Spaltungsgärungen (siehe später) gerechnet werden muss.

Hydrolyse

oder einfache Spaltung komplizierter Moleküle unter Wasseraufnahme geschieht durch eine Reihe von verschiedenen Enzymen, deren Nachweis bei zahlreichen Bakterien und deren Isolierung aus den Zellen der Hefepilze, der höheren Pflanzen und der Tiere gelungen ist. Die Organismen scheinen vorzugsweise die hydrolysierenden Enzyme zu benutzen, um die Nährstoffe lösbar und diffusibel zu machen, so dass sie durch die Zellwand assimiliert werden können. Ausserdem scheint die Hydrolyse ein notwendiger, den meisten tieferen Spaltungen vorhergehender Prozess zu sein. So wird z. B.:

1. Cellulose zu Glykose durch Cytase oder Cellulase umgebildet, ein Enzym, das wahrscheinlich bei denjenigen Bakterien vorkommt, die die Cellulose zu Buttersäure oder Sumpfgas weiter vergären können (siehe unten).

2. Stärke wird durch die Einwirkung von Diastase zu Dextrinen und Maltose hydrolysiert; das Enzym wurde bei einer grossen Menge von Bakterien konstatiert (Fermi). Wahrscheinlich ist doch „Diastase" eine Kollektivbezeichnung für mehrere Enzyme.

3. Rohrzucker spaltet sich durch Invertase zu Dextrose

Digitized by Google

und Lävulose (siehe oben); das Enzym wurde in einigen Fällen bei Bakterien nachgewiesen (Fermi & Montesano). Durch ähnliche Enzyme wird Maltose durch Maltase zu zwei Molekülen Dextrose, Laktose durch Laktase zu einem Mol. Dextrose und einem Mol. Galaktose umgebildet. Das letztere Enzym findet sich wahrscheinlich bei den Milchsäurebakterien.

4. Glykoside werden durch besondere Enzyme wie Emulsin u. a. zu Glykose und anderen Verbindungen hydrolisiert; z. B.:

$$\underset{\text{Amygdalin}}{C_{20}H_{27}NO_{11}} + 2\,H_2O = 2\,\underset{\text{Glykose}}{C_6H_{12}O_6} + \underset{\text{Benzaldehyd}}{C_6H_5COH} + \underset{\text{Blausäure.}}{HCN}$$

Emulsin wurde bei einer vereinzelten Bakterie (*Micrococcus pyogenes tenuis* Lehmann) gefunden. Hierher gehört auch die Spaltung des Indikans zu Zucker und Indigoweiss, die durch *Bacillus indigogenus* Alvarez bewirkt sein soll, aber auch durch Enzyme in den Indigopflanzen selbst hervorgerufen werden kann.

5. Fettstoffe lassen sich durch Lipasen zu Glycerin und freien Fettsäuren umbilden. Diese Enzyme kommen sicher bei gewissen Fäulnisbakterien sowie bei einigen Krankheitserregern wie Typhus und Cholera vor.

6. Harnstoff wird durch Urase, die bei über 60 Bakterienarten nachgewiesen ist (Miquel), zu Ammoniumkarbonat (siehe oben) und Hippursäure zu Benzoësäure und Glykokoll umgebildet. Das Enzym ist isoliert worden (p. 219).

7. Eiweissstoffe werden zu Albumosen, Peptonen u. a. umgewandelt; die ersten Stadien der Umbildung geschehen unter der Einwirkung von peptischen und tryptischen Enzymen (siehe unten bei Dekompositionen).

Anhydridbildung.

Ausser den anhydridbildenden Prozessen, die notwendigerweise in der Zelle durch die synthetische Wirksamkeit derselben stattfinden müssen, kennen wir gegenwärtig keine sicheren Beispiele dieses Prozesses aus der Bakteriologie. Möglich wäre es immerhin, dass einige der hydrolisierenden Enzyme auch unter gewissen Bedingungen im stande seien, den entgegengesetzten Prozess auszuführen, d. h. Moleküle unter Abspaltung von Wasser zusammenzuzimmern, wie es Hill und Emmerling für Maltase, Kastle & Loevenhart und Hanriot für Lipase angegeben haben (siehe p. 216).

Digitized by Google

Dekompositionen.

Unter diesem Begriffe wollen wir tiefergehende Spaltungen als die hydrolytischen verstehen. Es wird hierbei auch weit mehr Wärme als bei den Hydrolysen entbunden, und während die Bedeutung der letzteren wohl vorzugsweise in dem Assimilierbarmachen der Nährstoffe zu suchen ist, so wirken die Dekompositionen eher als Energiequellen der Bakterien; namentlich ersetzen sie den Anaërobionten die Energiequelle, die die Aërobionten in der normalen Respiration besitzen. Mehrere Bakterien benutzen ausserdem beide Energiequellen. — Hierher gehören die meisten der früher als „echte" Gärungen bezeichneten Prozesse; Kohlensäure ist hier das häufigste Gärungsprodukt. Folgende Stoffe können Gegenstand von Dekompositionsgärungen durch Bakterien werden:

1. Mehratomige Alkohole. Glycerin in verdünntem Zustande wird von vielen Bakterien vergoren, z. B. von *Bacillus ethaceticus* Frankland (der auch Mannit vergärt) unter Bildung von Äthylalkohol, Essigsäure und Spuren von Ameisen- und Bernsteinsäure. Durch andere Bakterien können auch aus Glycerin Butylalkohol und Buttersäure entstehen. Erythrit, Mannit, Dulcit, Sorbit und Quercit werden verschiedenartig gespalten, u. a. von den Coli- und Milchsäurebakterien; ein häufiges Gärungsprodukt ist Milchsäure.

2. Fettsäuren, Säuren der Oxalsäurereihe und ihre Oxysäuren, besonders ihre Kalksalze. — Ameisensaurer Kalk kann in Kohlensäure und Wasserstoff gespalten werden, essigsaurer Kalk giebt statt Wasserstoff Methan, milchsaurer Kalk kann auf mehrfache Weise gespalten werden und als Hauptprodukte entweder Propion- oder Valerianesäure, oder Buttersäure oder ein Gemisch von Propion- und Buttersäure geben. Ferner können die Kalksalze der Glycerin-, Bernstein-, Apfel-, Wein- und Citronensäuren verschiedentlich vergoren werden.

3. Die Kohlenhydrate werden durch Gärungsprozesse auf fast alle denkbaren Weisen gespalten. Wie schon früher erwähnt, müssen doch die Poly- und Disaccharide im voraus durch hydrolisierende Enzyme zu Monosacchariden, meist Pentosen und Hexosen umgebildet sein. Man bezeichnet hier die verschiedenen Gärungen nach demjenigen Gärungsprodukt, das in

Digitized by Google

grösster Menge gebildet wird oder für dieselben am meisten charakteristisch ist. In der Regel sind die Enzyme nicht isoliert worden.

a. Die Sumpfgasgärung hat Cellulose als Ausgangsmaterial und bildet hieraus nach vorhergehender Hydrolyse (siehe oben) Sumpfgas (CH_4) und Kohlensäure oder Wasserstoff und Kohlensäure, u. a. mit Aldehyd und Essigsäure als Nebenprodukte. Ein von Omeliansky reingezüchteter anaërober Bacillus und mehrere Buttersäurebakterien sind die Ursache derselben.

b. Die Butylalkoholgärung. Aus Maltose als Ausgangspunkt entsteht Butylalkohol durch *Bacillus butylicus* Migula, ausserdem Isobutylalkohol, Butter- und Essigsäure- durch *Bacillus orthobutylicus* Grimbert.

c. Ameisen-, Essig- und Propionsäure sind bei der Vergärung von Kohlenhydraten meist Nebenprodukte. Dagegen ist

d. die Buttersäuregärung durch ihr Hauptprodukt, die Buttersäure, charakteristisch, während Wasserstoff und Kohlensäure als ständige Nebenprodukte auftreten. Sie kann in einer direkten Spaltung des Zuckermoleküls bestehen, nach der Formel:

$$C_6 H_{12} O_6 = 2 H_2 + 2 CO_2 + \underset{\text{Buttersäure}}{C_4 H_8 O_2}$$

sie kann aber auch komplizierter sein, indem neben diesen Stoffen Butylalkohol, Essig- und Milchsäure entstehen können, die letztere sogar oft erst als Hauptprodukt:

$$C_6 H_{12} O_6 = 2 \underset{\text{Milchsäure}}{C_3 H_6 O_3}$$
$$2 C_3 H_6 O_3 = 2 H_2 O + CO_2 + \underset{\text{Buttersäure.}}{C_4 H_8 O_2}$$

Fast alle möglichen Kohlenhydrate können in Buttersäuregärung übergehen. Es sind überwiegend obligat anaërobe Formen, welche dieselbe hervorrufen, jedoch sind auch mehrere aërobe dazu befähigt. Es finden sich u. a. mehrere pathogene Arten dazwischen. Von den zahlreichen spezifischen Buttersäurebakterien, die nicht so genau morphologisch zu unterscheiden sind, sollen hier nur *Bacillus butyricus* Hueppe, *Bacillus Amylobacter* van Tieghem und *Clostridium butyricum* Prazmowski hervorgehoben werden. Siehe übrigens p. 135.

e. Die Milchsäuregärung, siehe oben p. 221—223.

Digitized by Google

f. Die Oxalsäuregärung wird von verschiedenen Essigsäurebakterien z. B. *Bact. xylinum* Brown hervorgerufen (Zopf).

g. Die Schleimgärung (Dextrangärung) tritt in Milch, Wein und Zuckerlösungen auf, aus denen sie eine Gummiart neben Mannit, Kohlensäure und Wasser bildet. Die Urheber sind der jetzt selten gewordene *Streptococcus (Leuconostoc) mesenterioides* van Tieghem sowie *Bacterium vermiforme* Ward m. m. (In gewissen Fällen entsteht doch der Schleim wahrscheinlich aus Eiweissstoffen.)

4. Die Gärung der Eiweissstoffe ist von sehr komplizierter und grösstenteils im chemischen Verlauf völlig ungeklärter Natur. Wir treffen hier dieselben Spaltungen, die sie unter der Einwirkung der tierischen Enzyme (Pepsin, Trypsin) erleiden, wieder, wenn die Stoffe von Bakterien angegriffen werden; wir müssen somit annehmen, dass diese dieselben oder ähnliche Enzyme führen. Dazu kommt ausserdem eine Reihe von besonderen, für die Bakterien charakteristischen und mitunter sehr giftigen Gärungsprodukten. Da durch die tiefergehenden Zerlegungen der Eiweissstoffe immer eine Anzahl von sehr übelriechenden Gasen entwickelt wird, so fasst man die vielen verschiedenen Gärungen, die gleichzeitig oder nach einander verlaufen, unter die gemeinsame Bezeichnung „Fäulnis" zusammen, allein eine systematische Gliederung innerhalb dieser Reihe ist zur Zeit nicht möglich, namentlich, weil man die einzelnen Bakterien, die hieran teilnehmen, nicht genau kennt, wie auch die Kenntnis des chemischen Charakters von mehreren der entstandenen Produkte noch lückenhaft ist.

a. Die Pepsin- oder Peptasegärung. Darunter versteht man gewöhnliche, proteolytische Enzymwirkungen, die am besten in schwach saurem Substrat stattfinden und die von weniger tiefgehender Natur als die folgende (Trypsingärung) sind. Da der Prozess recht kompliziert ist, und da angenommen wird, dass die ersten Stadien von den eigentlichen Albuminstoffen durch Albumosen zu Peptonen gewöhnlich hydrolytischer Natur sind, so ist es möglich, dass hier auch mehrere verschiedene Enzyme zusammenwirken. Ausser Peptonen werden jedenfalls von peptischen Enzymen auch Produkte gebildet, die sich weder durch Phosphor-, wolfram- noch durch Gerbsäure fällen lassen und keine Biuretreaktion geben; wahrscheinlich sind es Amidosäuren oder dgl. Sowohl echte Albuminstoffe als Albuminoïde

Digitized by Google

können angegriffen werden. — Da ja die Bakterien auf saurem Substrat in der Regel nicht gedeihen wollen, sind die peptischen Enzyme bei ihnen nicht gewöhnlich. In saurer Milch und Käse vollzieht sich doch immer eine Lösung und Spaltung des koagulierten Kaseïns bis zu Leucin und Tyrosin, und zwar durch Kasease, das von solchen Bakterien gebildet wird, die eine schwach saure Reaktion vertragen (Milchsäurebakterien, Tyrothrixarten Duclaux' und ähnliche). Dieses Enzym spielt in den ersten Stadien der „Reifung" des Käses eine wichtige Rolle (v. Freudenreich, Orla Jensen).

b. Die Trypsingärung, die bei schwach alkalischer (oder neutraler) Reaktion des Substrates am besten stattfindet, geht doch weit tiefer als die vorige. Wahrscheinlich ist „Trypsin" auch ein Kollektivname für eine Reihe verschiedener Enzymen. Neben Albumosen und Peptonen bildet Trypsin immer Amidosäuren (Leucin, Tyrosin, Asparaginsäure) und Hexonbasen wie Lysin, Arginin, Histidin u. dgl., ferner Glykokoll (Amidoessigsäure) Tryptophan, ja sogar Ammoniak m. m. Die Zerlegung ist also recht vollständig. — Tryptische Enzyme sind bei überaus vielen Bakterien gefunden und aus denselben isoliert worden. Da die Verflüssigung der Gelatine, wie früher erwähnt, als eine Trypsinwirkung anzusehen ist, hat man hier ein bequemes Mittel, das Vorkommen dieses Enzyms nachzuweisen, und es würde ganz unnötig sein, hier eine Aufzählung aller derjenigen Arten, die diese Eigenschaft besitzen, zu versuchen. Trypsinwirkungen sind also ein sehr wichtiges Glied der Fäulnisprozesse, und es ist oft schwer zu entscheiden, welche Gärungsprodukte denselben entstammen und welche mit anderen Enzymen, die die Fäulnisbakterien etwa besitzen könnten, verknüpft sind, sowie was zu den unmittelbaren Stoffwechselprodukten dieser Formen gehört.

Ausser diesen recht gut charakterisierten Enzymgärungen, entsteht bei der Fäulnis eine grosse Anzahl von anderen Stoffen, die direkt oder indirekt (d. h. durch Enzyme) der Lebenswirksamkeit der Bakterien geschuldet werden. Wir treffen hier eine Anzahl von Gasen wie Kohlensäure, Kohlenwasserstoffgase, Schwefelwasserstoff, Phosphorwasserstoff, Ammoniak, freien Stickstoff, ausserdem Fettsäuren und ihre Oxysäuren, Amine wie Trimethylamin, besonders übelriechende Stoffe wie Mercaptan, Indol und Skatol, ferner

Digitized by Google

Phenole, Sulfosäuren u. s. w. Hierzu kommt noch eine Reihe von Stoffen, die für diese Bakterien besonders charakteristisch sind, die sogenannten Ptomaïne oder Fäulnisalkaloïde wie Neuridin, Putrescin, Cadaverin, Cholin und einige sehr gefährliche Giftstoffe wie Neurin, Muscarin u. m.[1]) Wie „Fäulnis" ein Kollektivname für mehrere verschiedene Gärungen ist, so fällt der Begriff der „Fäulnisbakterien" im weitesten Sinne mit allen den Arten zusammen, die an der Zerlegung der Eiweissstoffe teilnehmen, und wir werden daher leicht sehen, dass wir in diese Rubrik fast alle Bakterien sammeln können. Natürlich sind einige dabei besonders häufig beteiligt, so der grosse *Bacillus (Proteus) vulgaris* Hauser, *Bac. putrificus* Bienstock u. s. w., die Bakterienflora wechselt aber so sehr nach der Zeit, dem Ort, der Beschaffenheit des Eiweissstoffes und während des Fäulnisprozesses selbst, wo die eine Art die andere ablöst, so dass es weit über die Grenzen dieser Darstellung hinausschweifen würde, wenn man hier näher darauf eingehen sollte. Nur mag erwähnt werden, dass es grösstenteils anaërobe Formen sind, die die Fäulnis bewerkstelligen und die stinkenden Gase entwickeln, und dass viele symbiotische Verhältnisse zwischen den einzelnen Arten existieren.

Synthesen.

Wenn diejenigen Prozesse, die von den dekomponierenden Enzymen eingeleitet werden, reversibel wären — d. h. nachdem der Gleichgewichtspunkt erreicht war, vorwiegend in entgegengesetzte Richtung gingen — so müssten Kohlenhydrate, Eiweissstoffe u. s. w. aus ihren Spaltungsprodukten wiedergebildet werden können. Davon kennt man aber noch keine sichere Beispiele (vgl. Maltase und Lipase p. 216 und 218). Die Synthesen sind sicher grösstenteils Prozesse, die innerhalb der Zelle durch die direkte Mitwirkung des Protoplasmas während der allgemeinen Assimilation von Nährstoffen stattfinden. Doch

[1]) Von diesen Stoffen müssen die Toxine genau gesondert werden; sie gehören zu den unmittelbaren Stoffwechselprodukten der pathogenen Bakterien und werden oft sogar nicht aus der Zelle ausgeschieden. Zwar ist es oft schwierig zu entscheiden, ob solche Gifte durch eine Spaltung des Substrates oder direkt durch die Zelle gebildet wurden. (Siehe p. 238 ff.)

Digitized by Google

wäre immerhin denkbar, dass die Assimilation des freien Stickstoffes ein Prozess sei, der durch ein Enzym oder etwas ähnliches ausserhalb der Zelle eingeleitet würde, indem auf irgend eine Weise eine Oxydation des Stickstoffs zu stande gebracht würde; dieser Gedanke sei aber nur als eine reine Hypothese hingestellt.

Koagulation.

Mehrere Bakterien, namentlich unter denjenigen, die sich immer in der Milch einfinden, besitzen die Fähigkeit, ohne Säurebildung das Kaseïn auszufällen. Dieser Prozess, der oft in erstaunlich kurzer Zeit zur völligen Fällung alles vorhandenen Kaseïns führt, wird durch ein von den Bakterien ausgeschiedenes Enzym, das Lab, verursacht. Da möglicherweise keine Änderung der chemischen Zusammensetzung des Kaseïns stattfindet — über diesen Punkt streiten sich die Forscher (Hammarsten und Duclaux) — so ist der Prozess vielleicht von rein physikalischem Charakter. Die Anwesenheit von Kalksalzen ist notwendig, damit der Prozess zu stande kommen kann, ohne dass man nachweisen kann, dass der Kalk mit dem erzeugten Produkt Verbindungen eingeht.

Dekoagulation

ist der Wiederauflösungsprozess, der gewöhnlich unmittelbar nach der Koagulation folgt und von Enzymen wie Kasease eingeleitet wird. Möglicherweise ist auch dieser Vorgang, wie die ersten Stadien der Umbildung der Eiweissstoffe durch Pepsin, eine rein physikalische Lösung, bei der an und für sich keine chemischen Umbildungen stattfinden.[1])

---

[1]) Phänomene, die auffallend an Koagulation und Dekoagulation erinnern, sind die sogenannte Agglutination und Bakteriolyse. Setzt man eine äusserst geringe Menge (ein Tropfen) Serum von einem Tiere, das mit einer bestimmten pathogenen Bakterie infiziert oder derselben gegenüber immun ist, zu einer Bouillonkultur oder eine Aufschlemmung dieser Bakterie in Wasser, so werden sich die Bakterien sehr schnell zu einem Haufen

Digitized by Google

Fragt man nun, was die Gärungen denn eigentlich sind, so müssen wir zur Zeit die Antwort schuldig bleiben. Die existierenden Erklärungen sind nur Hypothesen. Zwar können wir die bei den Gärungen stattfindenden chemischen Umwandlungen studieren, namentlich wenn sie durch isolierte Enzyme geschehen; in Wirklichkeit aber verstehen wir ganz und gar nicht, weder auf welche Weise sie zu stande kommen, noch wie die Enzyme im stande sind, scheinbar ohne selbst geändert zu werden, so viele komplizierte Moleküle aus dem Gleichgewicht zu bringen und sich in ganz bestimmte Richtungen zerlegen zu lassen.

Nur wissen wir, dass die vitale Gärungstheorie Pasteurs nicht länger stichhaltig ist. Er fasste die Gärungen als rein physiologische Prozesse auf: die Organismen nahmen den gärungsfähigen Stoff in sich auf, spalteten ihn, um Sauerstoff zu gewinnen, wenn sie in der Anaërobiose vom freien Sauerstoff der Atmosphäre ausgeschlossen waren, und schieden hernach die Gärungsprodukte als einige für sie unnütze Sekrete aus. „Gärung ist Leben ohne Sauerstoff" (*vie sans air*), so lautete seine Theorie kurz gefasst.

---

sammeln (agglutinieren). Wenn sie beweglich sind, werden die Geisseln abgeworfen, und die ausquellenden Zellwände kleben an einander, während die Bakterien doch erst einige Zeit nach der Einwirkung sterben, wogegen sie, wenn die nötigen Massregeln getroffen werden, die Agglutination überleben können. Dieselbe wird enzymartigen Stoffen, Agglutininen, zugeschrieben, die sich im Blut des betreffenden Tieres finden sollen, sie kann aber auch durch Zusatz gewisser Chemikalien erzielt werden. Eine wichtige praktische Verwertung hat das Agglutinationsphänomen durch die Diagnose auf Typhus gefunden (Widals Probe).

Dasselbe Serum, das agglutinierend wirkt, wird indes nach einiger Zeit auf die Bakterien lösend wirken (Bakteriolyse), und das wird, wie man annimmt, von anderen Stoffen, den sogenannten Lysinen oder Alexinen, bewirkt, es sei denn, dass diese Lösung auf rein osmotischen Störungen seitens der im Serum befindlichen Salze beruhen sollte (Alfr. Fischer).

Natürlich haben diese Phänomene mit den von den Bakterien hervorgerufenen Gärungen nichts zu schaffen. Im Gegenteil ist hier das umgekehrte der Fall: die Bakterien werden selbst Objekte der Enzymwirkungen, die von anderen Organismen ausgehen.

Digitized by Google

Jetzt wissen wir aber: 1. dass Gärung sowohl stattfinden kann, wenn freier Sauerstoff vorhanden ist, als auch wenn dieser Stoff fehlt, sowohl durch Aërobionten als durch Anaërobionten, und 2. dass sie auch ohne die direkte Mitwirkung einer lebenden Zelle geschehen kann, vermittelst Enzyme, die freilich der Zelle ihren Ursprung verdanken. Das wusste aber Pasteur nicht, und bei der Kritik seiner Theorie müssen wir auch bedenken, dass er die hydrolytischen Enzymwirkungen nicht als eigentliche Gärungen ansah. Allein selbst wenn wir auch diese ausnehmen, können wir doch seine Behauptung, dass die Gärungsprodukte für die betreffenden Organismen unanwendbar seien, nicht unterschreiben. Im Gegenteil nehmen wir z. B. an, dass die Milchsäurebakterien oft einen Teil der von ihnen erzeugten Milchsäure zu ihrer Ernährung verwenden, was nicht ausschliesst, dass die Gärungsprodukte schädlich sind, wenn sie angehäuft werden, da die Gärungsorganismen dieselben nur in sehr schwachen Konzentrationen vertragen. — Ferner wissen wir, dass Gärung in solchen Fällen stattfinden kann, wo wir das Enzym von den Bakterien nicht isoliert haben, selbst wenn andere wichtige Lebensäusserungen wie Wachstum und Vermehrung aufhörten (siehe p. 223), und wir nehmen daher an, dass die Gärung an sich kein Ernährungsprozess ist, sondern nur die vorbereitenden Schritte zu einem solchen, indem sie das Substrat in eine assimilable Formen bringt, oder auch, sie ist nur ein energieerzeugender Prozess, der ebenso wie die normale Respiration, und oft an Stelle derselben, die lebende Zelle mit Energie zur Ausführung ihrer übrigen Lebensfunktionen versieht. Es liegt auch die grösste Wahrscheinlichkeit vor, dass die Gärungen hauptsächlich ausserhalb der Zelle durch ausgeschiedene Enzyme, als extracellulare Prozesse, stattfinden, oder in einigen Fällen vielleicht durch die Wirkungen derselben in einem Abstand, durch die Zellmembran hindurch, geschehen. Diejenigen Stoffe, die in der Zelle gebildet werden, darunter viele der bei den Gärungen gefundenen Nebenprodukte, sind alsdann nicht als

Digitized by Google

eigentlich Gärungsprodukte, sondern wie die Enzyme selbst, als direkte Stoffwechselprodukte anzusehen.

Gelegentlich wurde erwähnt, dass viele derjenigen Vorgänge, die von Enzymen und Gärungsorganismen hervorgerufen werden, auch auf andere Weise durch verdünnte Säuren oder Alkalien, gespannte Wasserdämpfe, Sonnenlicht, elektrische Ströme u. s. w. in Gang gesetzt werden können. Es wäre dann möglich, dass die Ursache der Zersetzungen der Moleküle teilweise in den Molekülen selbst zu suchen sei, dass die Atome und Atomgruppen innerhalb derselben sich in einem gewissen unbeständigen Gleichgewicht befänden, und dass das Molekül immer in Änderung begriffen sei. Die Enzyme und andere ähnlichen Kräfte sollten denn diese Änderungen nur beschleunigen und in bestimmte Richtungen leiten, je nachdem sie im stande wären, die Moleküle auf die eine oder die andere Weise „aufzumachen". Das Enzym sollte dem Molekül „behilflich" sein, das zu thun, was es selbst zu thun im Begriffe war, was aber nur unter bestimmten äusseren Umständen möglich sei. Hiervon schliesst man daher auf den scheinbaren Einfluss des Mediums auf die Thätigkeit der Enzyme und Gärungsorganismen. In Wirklichkeit kann man aber nur auf die äusseren Umstände, unter denen molekulare Änderungen möglich sind, schliessen, ganz abgesehen von den Enzymen. Wir würden hierdurch zu einer rein chemisch-physikalischen Erklärung der Gärung gelangen und verstehen, wie sich die Organismen nur von denjenigen Prozessen benutzen, die auch von ihnen unabhängig stattfinden können.

Wie man nun auch die Gärungsphänomene erklären will, so ist ihre ungeheure Bedeutung für die Gärungsorganismen unmittelbar einleuchtend. Und weil die Mikroorganismen, diese kleinsten Lebewesen, vor anderen mit Gärungsfähigkeit ausgerüstet worden sind, weil sie den Schlüssel zu solchen Energiequellen, die den übrigen Organismen nur in verhältnismässig sehr begrenztem Grade offen stehen, erhalten haben, so ist es ihnen möglich, einige der zahlreichen Klippen zu umschiffen, die der Kampf ums Dasein darbietet, und die ihnen das Leben sonst unmöglich machen könnten. Welche ungeheure Rolle die Bakterien andererseits hierdurch im Haushalte der Natur spielen, erhellt daraus, dass sie bedeutende Abschnitte des Kreislaufes derjenigen Stoffe (namentlich des

Digitized by Google

Kohlenstoffs und des Stickstoffs) bewerkstelligen, von denen auf der Erde so geringe Mengen vorkommen, dass sie fortwährend aus dem einen Organismus in den anderen wandern müssen, damit das Leben auf der Erde erhalten werden kann.

C. Toxine.

Wie die zymogenen Bakterien Gärungen durch Enzyme erregen, so rufen die pathogenen Bakterien durch die für sie charakteristischen Stoffwechselprodukte, die Toxine, Krankheiten hervor. Das geht daraus hervor, dass man bisweilen der Hauptsache nach dieselben Krankheitssymptome (oder den Tod) durch Einimpfung mit Kulturen, aus denen die Bakterien durch Filtrierung entfernt oder getötet wurden, während die Toxine unversehrt sind, hervorrufen kann, als wenn man die lebendigen virulenten Bakterien selbst eingeimpft hätte. Unter der Virulenz der Bakterien versteht man ihre Fähigkeit, Krankheiten hervorzurufen.

Die Toxine gehören zu den unmittelbaren Stoffwechselprodukten der Bakterien und entstehen im Innern der Zelle, woher sie entweder in das umgebende Medium ausgeschieden werden oder nur durch besondere Mittel freigemacht werden können (über das Herstellungsverfahren von Toxinen und den Kulturbedingungen, unter denen sie entstehen, siehe unten).[1]) In zahlreichen Beziehungen erinnern sie an die Enzyme. Ihre chemische Zusammensetzung ist z. B. noch unbekannt, selbst wenn man sie in einzelnen Fällen in verhältnismässig reinem Zustande hergestellt hat; gewöhnlich sind sie wenig dauerhaft und gegen die Einwirkung von verhältnismässig niedrigen Temperaturen, Licht, Sauerstoff, Säuren und anderen Stoffen sehr empfindlich; endlich können ganz minimale Mengen derselben oft kolossale Wirkungen hervorrufen. Die letzteren

[1]) Das schliesst nicht aus, dass die pathogenen Bakterien ausser Toxinen auch andere Gifte erzeugen können, z. B. die Ptomaïne, durch Zersetzung eiweisshaltiger Nährböden ausserhalb der Zelle (siehe p. 233).

Digitized by Google

sind jedoch von etwas anderer Natur als die der Enzyme. Denn während die Gärungen in Reagensgläsern und Kolben durch bestimmte chemische Reaktionen beobachtet und quantitativ durch Titrierung und Wägung verfolgt werden können, so besitzen wir vorläufig keine andere Reaktion auf die Wirkung der Toxine als der lebende Organismus selbst, bei dem sie Krankheit und Tod verursachen („die physiologisch-pathologische Reaktion").[1]) Das Studium derselben führt direkt in die tierische Physiologie und Pathologie hinein und geht nur insofern diese Darstellung an, als wir etwas von ihren allgemeinen physikalischen und chemischen Eigenschaften sowie von den Bedingungen ihres Entstehens ausserhalb des Organismus wissen. Sie können nämlich auch in künstlichem Substrat gebildet werden, wodurch man auf mehr Weisen als sonst sie zum Gegenstand exakter Studien hat machen können.

Die Herstellungsweise der Toxine erinnert auch an die der Enzyme. Wenn sie ins Substrat ausgeschieden werden, wie z. B. das Diphtherie- und Tetanus- (Starrkrampf)toxin, so wird die Kultur (in der Regel Bouillon) durch Chamberlandsche Porzellanfilter filtriert. In anderen Fällen müssen die Bakterien getötet werden, bevor man ihr Toxin ausziehen kann, und das muss sodann durch solche Mittel geschehen, die das betreffende Toxin nicht zerstören. Nach der Empfindlichkeit des Toxins gegen äussere Einwirkungen wendet man verschiedene Mittel an, z. B. Kochen („Alt-Tuberkulin"), Chloroform (Choleratoxin), Toluol oder ähnliche Antiseptika. Hat man das Toxin in keimfreier Lösung erzielt, so kann es im Vakuum eingedampft, mit absolutem Alkohol, Ammoniumsulfat oder ähnlichen Eiweissfällungsmitteln gefällt und durch wiederholte Lösungen und Fällungen gereinigt werden. In einigen Fällen ist es gelungen, die Toxine mit Zinkchlorid als Zinkdoppelverbindungen auszufällen und hieraus wieder den Zink

[1]) Nur ausnahmsweise kann man ausserhalb des Organismus die Wirkungen eines Toxins durch eine Art von Titrierung verfolgen, z. B. wenn man verschiedene Dosen von Tetanolysin — einem in Tetanuskulturen befindlichen Stoff — zu einer Aufschlemmung von roten Blutkörperchen setzt. Eine bestimmte Dosis derselben giebt hier ein Lösungsphänomen und eine Farbenreaktion; das Objekt aber (die Blutkörperchen) sind ja doch ein Bestandteil des lebenden Organismus.

Digitized by Google

durch Ammoniumbikarbonat oder -phosphat auszuscheiden, ohne das Gift zu zerstören (z. B. das Diphtherie- und das Tetanustoxin). Diese verhältnismässig „reinen" Toxinpräparate zeichnen sich dadurch aus, dass sie die gewöhnlichen Eiweissreaktionen nicht geben, und dass sie Schwefel und Phosphor nicht enthalten, woraus mit Sicherheit hat entschieden werden können, dass sie zu den Eiweissstoffen nicht gehören (Brieger). Früher glaubte man nämlich, dass man es hier mit giftigen Eiweisskörpern zu thun hätte, woher der Name „Toxalbumine", der also jetzt nicht länger benutzt wird. — Gewisse Toxine sind jedoch so innerlich an das Protoplasma gebunden, dass sie sich nur gewinnen lassen, wenn die Zellwand durch Reibung mit Kieselguhr oder durch Passage zwischen sehr dicht schliessenden stählernen Wälzen zerstört wird. Dies gilt z. B. von dem letzten von Koch hergestellten Tuberkulin (dem „Neu-Tuberkulin")[1], und auf diese Weise geben auch Typhus- und Cholerabakterien ein kräftiges Toxin. Das Neu-Tuberkulin wird nach Aufschlemmung in Wasser durch Centrifugierung gereinigt.

Was übrigens die allgemeinen Eigenschaften der Toxine betrifft, so sind sie gegenseitig recht verschieden, aber wie oben erwähnt, sehr wenig dauerhaft, d. h. sie verlieren leicht ihre giftigen Eigenschaften. In gelöstem Zustande sind sie am empfindlichsten. Wässerige Lösungen werden bei längerem Stehen bei gewöhnlicher Temperatur bald geschwächt und in der Regel vollständig und fast augenblicklich bei Erhitzung zu ca. 70° zerstört. Das Diphtherietoxin wird schon bei 58° nach 2 Stunden, das Tetanustoxin bei 55° nach anderthalb Stunden und bei 65° nach wenigen Minuten vernichtet. Eine Ausnahme bilden die Auszüge von gekochten Tuberkelbakterien (das „Alt-Tuberkulin"), das sogar Kochen in Antoklaven bei 160° verträgt. In trockenem Zustande sind sie, wie die Enzyme, sehr dauerhaft. Während Licht, Sauerstoff, geringe Mengen freier Säure ihnen in der Regel schaden, so können gewisse Salze, absoluter Alkohol, wasserfreier Äther sie für einige Zeit konservieren.

Über die näheren Bedingungen der Toxinbildung wissen wir äusserst wenig. Am besten werden sie wohl im Körper der empfänglichen Tiere und Menschen gebildet,[2])

[1]) Dasselbe ist doch vielleicht vom „Alt-Tuberkulin" nicht wesentlich verschieden.

[2]) Eine Ausnahme hiervon bildet das starke Botulismusgift, das

Digitized by Google

doch kann man auch ausserordentlich kräftige Gifte auf künstlichen Nährböden herstellen z. B. aus Tuberkelbakterien auf Glycerin-Bouillon bei 37°—39°, von Diphtheriebakterien in Bouillon mit Chlornatrium und am besten bei alkalischer Reaktion unter reichlichem Luftzutritt bei 37°. Nach einigen Wochen können dann aus diesen Kulturen kräftige Toxine extrahiert werden. Sowohl aus Tuberkel- als auch aus Diphtherie-, Cholera- und Rotzbakterien hat man Toxine durch Züchtung auf eiweissfreien Nährböden erhalten, welches beweist, dass sie nicht durch Abspaltung von Eiweissstoffen in der Nährlösung entstehen. Häufig erhält man jedoch eine besonders kräftige Toxinbildung, wenn man Bakterien auf Sekreten und Auszügen aus der Körpersubstanz (Serum, Sputum u. s. w.) der meist empfänglichen Tiere züchtet. — Ganz junge Kulturen scheinen oft nicht so kräftige Toxine wie etwas ältere zu bilden, wenn aber die Kulturen später durch Alter oder ungünstige Lebensumstände geschwächt werden, so hört die Toxinbildung auch auf. Doch selbst wenn man immer auf dieselbe Weise verfährt, erhält man doch nicht immer eine gleich kräftige Toxinbildung, während man bisweilen eine solche erhält, wo man sie nicht erwartet hätte. Hier greift nämlich das Variationsvermögen der Bakterien, worauf wir später zu sprechen kommen, ein und führt Verhältnisse herbei, deren man nicht immer Herr ist.

Obwohl wir uns sonst auf die Einwirkung der Toxine auf den tierischen Organismus nicht näher einlassen wollen, so werden wir doch beispielsweise anführen, wie rein unglaublich kleine Mengen derselben im stande sind, die furchtbarsten Wirkungen hervorzurufen. Von einem Tetanustoxinpräparat, wie man es hergestellt hat, genügte 0,00005 Milligramm, um eine Maus von 15 Gramm Gewicht zu töten, was so viel sagen will, dass ein Mensch von 70 Kilogramm und von derselben Empfänglichkeit durch eine Dosis von 0,23 Milli-

---

dem Diphtherietoxin nahe steht, aber von einer nicht parasitischen Bakterie (*Bac. botulinus*) die in verdorbenem Fleische vorkommt, gebildet wird (Schinkenvergiftung van Ermengen).

Digitized by Google

gramm getötet werden würde. (Von Strychnin, das sonst zu den gefährlichsten Giften gehört, sind 30—100 Milligramm notwendig, um einen Menschen zu töten.) — Die Stärke der Toxine wird jetzt auch auf die Weise bestimmt, dass man z. B. unter einer Toxineinheit von Diphtheriegift die kleinste Menge versteht, die im stande ist, im Laufe von 4 Tagen ein Meerschweinchen von 250 Gramm Gewicht sicher zu töten.[1])

Antitoxine. Indirekt sind die Bakterien oder ihre Toxine Ursachen der Entstehung von spezifischen Gegengiften, Antitoxinen, im Blut und Gewebe der angegriffenen Tiere. So bildet sich gegen das Diphtherietoxin ein Antidiphtherietoxin, das in bestimmten Verhältnissen den giftigen Charakter des ersteren völlig aufhebt, nicht aber gegen andere Toxine wie Typhus, Cholera etc. wirkt. Diese Antitoxine entstehen im tierischen Körper auf eine noch unbekannte Weise während der ansteckenden Krankheit und, wenn diese überstanden wird, noch eine kürzere oder längere Zeitlang darauf, wodurch das Tier (oder der Mensch) Immunität gegen die Angriffe der betreffenden Bakterie erwirbt, wenigstens solange die Antitoxinbildung dauert. Eine kräftige Antitoxinbildung wird durch Injektion von steigenden Dosen Toxin in Tiere erzielt (Serumherstellung). Durch künstliche Übertragung von Antitoxin oder Serum, das dieses enthält, kann ein Tier oder Mensch gegen eine ansteckende Krankheit beschützt oder von einer schon ausgebrochenen geheilt werden. Mehrere solcher Sera sind praktisch angewendet worden (Diphtherie-, Starrkrampf- und Pestserum).

Ausser Antitoxinen bilden die tierischen Zellen (namentlich die weissen Blutkörperchen) — oft auch unter normalen Verhältnissen — besondere Schutzstoffe (Agglutinine und Alexine oder Lysine, siehe die Note p. 234—235), die, ähnlich wie proteolytischen Enzyme, die Bakterien selbst koagulieren lassen, töten und auflösen, während die Antitoxine hauptsächlich durch Neutralisierung ihrer Giftstoffe wirken. Hierüber müssen wir aber auch auf die speziell medizinischen Hand- und Lehrbücher verweisen.

---

[1]) Mit den Bakterientoxinen sind gewisse Giftstoffe verwandt, die man aus den Samen höherer Pflanzen hergestellt hat, wie Abrin, Ricin, Crotin, und mehrere tierische Gifte, wie die Schlangen- und Skorpionengifte. Gegen einige derselben ist es auch gelungen, Gegengifte herzustellen, z. B. ein Anti-Schlangengift-Serum durch Injektion von Schlangengift in steigenden Dosen bei empfänglichen Tieren.

Digitized by Google

§ 4. Physiologische Variationen.

Die vorhergehende Darstellung der Physiologie der Bakterien wird in vielen Punkten den Eindruck gegeben haben, wie unvollkommen unser Wissen zur Zeit noch ist, und wie wenig wir mit Sicherheit von den allgemeinen Gesetzen wissen, nach denen sich das Bakterienleben entfaltet. In den allermeisten Fällen dürfen wir nur sagen, dass dies oder jenes unter diesen oder jenen bestimmten Verhältnissen gilt, und wir müssen mit unseren Verallgemeinerungen sehr vorsichtig sein. Unsere Kenntnis von den Bakterien ist in Wirklichkeit noch ganz fragmentarisch.

Allein die Bakteriologie ist ja auch als Wissenschaft betrachtet nur ganz jung, kaum ein Menschenalter alt, und da sich gezeigt hat, dass sie so unendlich viele verschiedenartigen Phänomene umfasst, so ist es ganz natürlich, dass einfach die Zeit nicht ausreichte, um die einzelnen Thatsachen eingehend zu bearbeiten, geschweige denn sie in Ordnung zu bringen, Verbindung zwischen denselben zu schaffen. Man darf sich von dem scheinbar so reichen Material, das schon gesammelt wurde, nicht blenden lassen. Manches davon ist ganz wertlos, weil es mangelhaft beleuchtet ist, oder es beruht auch auf ganz falschen Beobachtungen; und dies trägt alsdann nur dazu bei, unser Wissen noch unsicherer zu machen, als es im voraus war, oder Verwirrung dort zu erregen, wo sonst einigermassen klare Linien gezeichnet waren.

Die Wissenschaft hat in den Bakterien eine ganz neue Welt entdeckt und formell annektiert, einen Mikrokosmus, der unübersehbare Schätze birgt; sie hat aber noch nicht vermocht, diese Welt reell in Besitz zu nehmen, und hat sich darin finden müssen, dass sich allerhand Freibeuter hineinwagten, nach Belieben schalteten und walteten und, statt die Grenzpfähle weiter hinaus zu rücken, eher die schon eingeschlagenen umstürzten. Wir stehen noch am Anfang einer Wissenschaft, die mit der Zeit eine der umfassendsten werden wird. Auf

Digitized by Google

mehr als eine Weise sind die Grenzen noch sehr weit entfernt. Denn einerseits haben wir sicher nur eine sehr begrenzte Anzahl derjenigen Arten, die existieren, gesehen (wenn wir sie auch schon zu Hunderten zählen), und wir sind oft nicht im stande, die einzelnen von einander zu unterscheiden; andererseits kennen wir in der Regel nur ganz vereinzelte Züge aus ihrem Leben, während wir oft gar nicht verstehen, durch welche Mittel sie das Leben führen, noch unter wie vielen verschiedenen Verhältnissen sich dies uns gegenüber äussert. Unsere allerfeinsten Beobachtungsmittel vermögen nur die allergröbsten Züge der Formen und des inneren Baues der Zellen zu enthüllen, und manche der Lebensäusserungen der Bakterien fallen ganz ausserhalb der physikalischen und chemischen Gesetze, die wir zur Zeit kennen (z. B. die Enzym- und Toxinwirkungen). Hier wird eine Sprache geredet, die wir noch nicht verstehen.

Was zugleich eine erschöpfende Darstellung der Bakterienphysiologie so ausserordentlich erschwert, das ist das ungeheuer komplizierte und feine Zusammenspiel, das zwischen den einzelnen Lebensäusserungen stattfinden kann. Halten wir uns eine vereinzelte Bakterie, die wir in Reinkultur züchten, vor das Auge, so kann sie nicht nur unter höchst verschiedenen morphologischen Gestalten (siehe p. 78—89) auftreten, sondern unter wechselnden äusseren Verhältnissen giebt sie bald dieses, bald jenes Bild, so dass man, wenn man sie nicht eben in Reinkultur hätte, oft glauben würde, man hätte es mit verschiedenen Arten zu schaffen.

Die sogenannten „höheren" Lebewesen führen das Leben innerhalb recht enger quantitativen Grenzen äusserer Verhältnisse. Man bedenke nur, wie schnell ein Mensch stirbt, wenn er einen Augenblick des Zutritts des Sauerstoffs beraubt wird, oder wenn seine Temperatur 3—4 Grade über oder unter die normale geht. Solches stört aber in der Regel die Bakterien nicht; sie sind ganz anders plastisch und vermögen sich ganz anders nach den Verhältnissen einzurichten. Und es ist denn auch im Grunde genommen ganz natürlich, dass sie innerhalb

Digitized by Google

der weiten Grenzen ihrer Lebensführung einen weit grösseren Spielraum für Variationen besitzen und notwendigerweise ihre Lebensäusserungen so reich variieren müssen, wenn die Lebensverhältnisse so verschieden sein können. Daher stammt ihre scheinbare Inkonstanz, ihre Proteusnatur, von der wir in diesem Paragraphen einige Beispiele geben werden.

Die Variationen der Bakterien können indes verschiedener Art sein, indem sie 1. auf latente Eigenschaften, die nur unter bestimmten äusseren Verhältnissen zu Tage kommen, beruhen können, oder 2. auf Anpassung; sie verschwinden dann, wenn die Lebenslagen wieder normal werden, oder 3. auf erworbene Eigenschaften,[1]) die auf die Nachkommen vererbt werden und sich unter sehr verschiedenen Lebensverhältnissen halten.

1. Latente Eigenschaften. Wenn zahlreiche Bakterien unter gewissen äusseren Umständen ein physiologisches Bild darbieten, unter anderen ein anderes, so will dies oft nur sagen, dass sie im stande sind, mannigfach auf die Einwirkung verschiedener äusseren Faktoren zu reagieren. Die einzelne Art birgt in sich eine Reihe von Eigenschaften, die nur unter bestimmten Lebensumständen hervortreten, immer aber latent (verborgen) vorhanden sind. Es ist hier die plastische Eigenschaft der Bakterien, die sich geltend macht, und die ist oft sehr reich entwickelt. Wenn aber eine Lebensäusserung variiert, so wird das fast immer zur Folge haben, dass die übrigen gleichzeitig variieren, weil sie in einem innern Abhängigkeitsverhältnis, in Korrelation zu der ersteren, stehen. Es ist darum nicht immer leicht zu entscheiden, was die primäre Ursache einer solchen Variation sei, und wir werden uns im folgenden auch nicht darauf einlassen, derselben nachzuspüren.

In den früher erwähnten fakultativen Anaërobionten besitzen wir ausgezeichnete Beispiele der Plastizität, zum Teil auch

---

[1]) Hier ist vielleicht öfter die Rede von verlorenen Eigenschaften, welche den Nachkommen auch zu fehlen scheinen.

Digitized by Google

in den fakultativen Parasiten. Wenn die ersteren beim Übergang aus der aëroben zu der anaëroben Lebensführung sich gleichzeitig in Besitz von Gärungsvermögen zeigen und aus diesem Grunde andere Ansprüche an das Substrat stellen, so haben wir auch hier ein Beispiel der Korrelation. Durch die radikale Änderung der Lebensverhältnisse, wie sie die Entziehung des freien Sauerstoffs ist, wechseln die Lebensäusserungen auch ganz ihren Charakter.

Man hat oft systematische Unterscheidungen zwischen den Arten auf physiologische Merkmale z. B. auf das Gärungsvermögen gebaut. Folgendes Beispiel wird zeigen, wie wenig Wert dasselbe als systematisches Merkmal hat, und wie vorsichtig man daher in dieser Beziehung sein muss. Grimbert hat eine Bakterie, die er *Bacillus orthobutylicus* nannte, eingehend studiert. Dieselbe kann fast allerlei Kohlenhydrate ausser Glycerin, Mannit u. s. w. vergären und bildet Kohlensäure, Wasserstoff, normalen Butyl- und Isobutylalkohol, Buttersäure, Essigsäure und in einigen Fällen auch Milch- und Ameisensäure (siehe p. 230). Allein diese Stoffe entstehen nach den Umständen in höchst verschiedenen gegenseitigen Verhältnissen, z. B. 1. In den späteren Stadien der Gärung entsteht verhältnismässig mehr Butylalkohol als Butter- und Essigsäure und namentlich, wenn die Reaktion des Substrates allmählich sauer wird (indem man nicht mit Kalk neutralisiert). 2. In neutralem Substrat entsteht mehr Butter- als Essigsäure, umgekehrt aber in saurem Substrat. 3. Wird die Bakterie auf Inulin gezüchtet, giebt sie nur Spuren von Butylalkohol; wenn sie aber von diesem Nährboden in Glykose übertragen wird, so giebt sie dreimal so viel von diesem Stoff, als wenn sie von einer anderen Zuckerkultur ausgesäet wird. Umgekehrt aber, wenn man von Glykose in Inulin säet, so bildet sie aus diesem Kohlenhydrat recht bedeutende Mengen Butylalkohol. 4. Auf zuckerhaltigem Substrat bildet sie keine, auf Glycerin aber bedeutende Mengen Milchsäure. — Dergleichen Beispiele könnten viele angeführt werden, wir wollen uns aber hier mit diesem begnügen und im übrigen darauf verweisen, was an

Digitized by Google

anderen Orten über Farbstoff-, Enzym- und Toxinbildung sowie über die Milchsäuregärung gesagt wurde (p. 221—223).

2. Anpassung. Wie ausgeprägte Aërobionten und Anaërobionten durch successive Kulturen mit passenden Änderungen des Nährbodens zu beziehungsweise anaërober und aërober Lebensführung mit dem Abnehmen oder Zunehmen des Sauerstoffdruckes gewöhnt werden konnten, wurde p. 139—140 erläutert. Ebenfalls wurde gelegentlich erwähnt, dass sich Bakterien an sonst ungünstige Nährböden gewöhnen können, sich höheren oder niedrigeren Temperaturen oder stärkeren Konzentrationen von Antiseptika anzupassen vermögen, als sie gewöhnlich vertragen werden. So gelang es Dieudonné, die Milzbrandbakterie zum vorzüglichen Gedeihen bei 10° und 42,5° zu bringen, Temperaturen, die sonst dieser Art sehr nachteilig sind. Kossiakoff hat Bakterien folgende gesteigerten Dosen von Antiseptika zu vertragen gewöhnt:

	‰ Borax	‰ Borsäure	‰ Sublimat
Bacillus subtilis	von 11—18	von 9—11	von 0,07—0,10
Bacterium anthracis	„ 4—7	„ 6—8	„ 0,05—0,07
Bacillus (Tyrothrix) tenuis	„ 16—21	„ 9—11	„ 0,10—0,17

Natürlich ist hier an und für sich auch die Rede von erworbenen erblichen Eigenschaften, da eine Kultur ja zahlreiche Generationen von Bakterien repräsentiert; diese erworbenen Eigenschaften sind aber doch so lose fixiert, dass sie schnell verloren werden, wenn die Lebensverhältnisse wieder normal werden.

3. Tiefer fussen diejenigen Variationen, die auf Merkmalen beruhen, die unter extremen äusseren Umständen erworben, darauf auf die Nachkommenschaft vererbt und so fixiert werden, dass kein Rückschlag stattfindet, wenn die Bakterien wieder in die normale Lebenslage gelangen. Die erste Beobachtung in dieser Richtung stammt von Pasteur, der (1879) zufällig fand, dass eine alte Kultur von Hühnercholerabakterien, die unter dem Zutritt des Sauerstoffs gestanden hatte, einen Teil seiner Virulenz verlor und selbst

Digitized by Google

nach Einimpfung in empfängliche Tiere geschwächt bliebt, so dass sie nur eine sehr milde Erkrankung hervorrief. Später sind nicht ganz wenige Entdeckungen dieser Art gemacht worden, nachdem man systematisch den Mitteln nachspürte, um die neuen Eigenschaften hervorzurufen.

a) Durch Zugabe von Antiseptika zu den Kulturen erhielt Wasserzug Rassen von *Pseudomonas pyocyanea, syncyanea* und *Bac. prodigiosus*, die die Fähigkeit, ihre respektiven Farbstoffe zu bilden, verloren hatten. Durch die Einwirkung der eigenen Stoffwechselprodukte der Bakterien geschieht ähnliches in alten Kulturen häufig.

b) Einfluss der Wärme. Pasteur erhielt erblich avirulente Milzbrandbakterien, nachdem er sie einige Wochen bei Zutritt des Sauerstoffes bei 42°—43° gezüchtet; allein dieselben vermochten ihre Virulenz durch Züchtung bei einer günstigeren Temperatur sehr langsam wiederzuerlangen. Charrin & Phisalix erhielten farblose Rassen von *Pseudomonas pyocyanea*, wenn sie diese Art bei 42,5° züchteten, Schottelius desgleichen von *Bac. prodigiosus* bei 37°.

c) Einfluss des Lichts. Über den Einfluss des Lichts auf die Pigmentbildung liegen sehr interessante Untersuchungen von Laurent über *Bacillus kiliensis* vor, der z. B. auf Kartoffeln eine ausserordentliche schöne und kräftige rote Farbe bildet. Wird eine solche Kultur einige Zeit dem direkten Sonnenlicht bei 33° ausgesetzt, so verliert sie die Fähigkeit, später Farbstoffe, selbst im Dunkeln und bei niedrigeren Temperaturen, zu bilden. 32 wiederholte Aussaaten auf Kartoffeln bei 15—35° gaben immer nur farblose Kulturen, und in verschiedenen flüssigen Substraten (Pepton, Zucker u. s. w.), die sonst zu den für die Farbstoffbildung günstigsten gehören, blieb dieselbe aus, obgleich die Bakterien in keiner anderen Beziehung (morphologisch oder in Vermehrungsfähigkeit) von den ursprünglichen, gefärbten Bakterien abwichen.

Zusammen mit dem Licht spielt doch auch hier die Temperatur eine Rolle. Durch Aussaat von einer Bouillonkultur auf Kartoffeln bei niedriger Temperatur (18°) konnte

Digitized by Google

die Farbe zurückkehren, während dies bei 35° nicht geschah. Eine Kolonie, die bei hoher Temperatur (35°) farblos „geboren" war, wurde nicht bei 18° gefärbt, und umgekehrt: eine bei 18° gefärbt „geborene" wurde bei 35° nicht farblos.

d) Passage durch mehr oder weniger empfängliche Tiere kann die Virulenz der pathogenen Bakterien entweder abschwächen oder vermehren. So erhielt Pasteur besonders kräftig virulente Rassen von der Bakterie des Schweinerotlaufs, nachdem dieselben Tauben passiert hatten.

e. Die Gegenwart anderer Mikroorganismen kann die Gärungsfähigkeit, Virulenz u. dgl. entweder schwächen oder vermehren oder auch ganz neue Eigenschaften hervorrufen. Bakterien, die sonst nicht pathogen sind, können dies hierdurch werden. Siehe hierüber den Abschnitt über „Symbiose und Antibiose" (p. 183—186). —

Was wir so von Rassen- oder Varietätenbildung durch Kunst erzielt haben, wird z. T. auch von der Natur selbst ausgeführt, die ja mit denselben Faktoren (extremen Temperaturen, schlechten Nährböden u. s. w.) operiert, wie wir bei unseren Laboratorienversuchen. Und welche Rolle die „inneren" Ursachen, die eigene Variationstendenz der Zelle, ihre Variabilität, in allen hier angeführten Fällen spielt, darüber wissen wir nichts Sicheres. Die nach Lokalität, Jahreszeit etc. verschiedene Heftigkeit der epidemischen Krankheiten, sowie die Periodizität derselben auf derselben Lokalität, das alles deutet darauf hin, dass sich in der Natur „natürliche" Varietäten mit grösserer oder geringerer Virulenz finden und fortwährend gebildet werden.

Eine Frage vom allergrössten Interesse ist, ob diese, in verschiedener Weise entstandenen Rassen und Varietäten nun auch dauernd sind und nicht nach Verlauf geraumer Zeit wieder zur Stammform zurückkehren. In einigen Fällen halten sich die neuen Merkmale, wie wir gesehen haben, nur für eine Zeit und vermögen unter bestimmten äusseren Bedingungen wieder zum Verschwinden gebracht zu werden. In anderen Fällen gelang letzteres nicht. Deswegen ist doch der Schluss nicht be-

Digitized by Google

rechtigt, dass solches nicht wird geschehen können; denn erstens reichen unsere Erfahrungen über allzu kurze Zeiträume, zweitens kennen wir nicht die möglichen Faktoren, die einen Rückschlag bewirken könnten, und endlich ist eine Möglichkeit vorhanden, dass unsere Rassen die Resultate einer natürlichen Auswahl unter verschiedenen Zellen wären, von denen gerade diejenigen weiter entwickelt werden, die diejenige Eigenschaften besitzen (oder ermangeln), die man hervorrufen (oder ausschliessen) wollte. Man ging nämlich in der Regel nie von einer einzigen Zelle als Stammform einer Kolonie aus, so wie Em. Chr. Hansen bei seinen meisterhaften Untersuchungen über die Variationen der Hefepilze unter der Einwirkung äusserer Faktoren, und man hat nicht früher eine exakte experimentelle Beweisführung gebracht, wie dieser Forscher es that.

Die Variationen der Bakterien, die morphologischen wie die physiologischen, aufzuklären, gehört aber zu den allerwichtigsten Fragen innerhalb der Bakteriologie, zu denjenigen Fragen, an die man bei einer wirklich exakten wissenschaftlichen bakteriologischen Untersuchung nicht vorbeigehen kann.

Digitized by Google

DRITTES KAPITEL.

VERBREITUNG, VORKOMMEN UND BEDEUTUNG.

Infolge der Kleinheit der Bakterien, der zahlreichen existierenden Arten, ihrer rapiden Vermehrung, ihrer sehr verschiedenartigen und oft äusserst bescheidenen Lebensansprüche, der extremen Umstände, unter denen sie gedeihen oder jedenfalls für eine Zeit lang das Leben fristen, ihrer vielseitigen Lebensäusserungen und hierunter ihrer Fähigkeit, durchgreifende Umbildungen organischer Stoffe und bei Menschen und Tieren (z. T. auch Pflanzen) totbringende Krankheiten hervorzurufen — infolge aller dieser Dinge ist von vornherein gegeben, dass die Bakterien nicht nur ausserordentlich allgemein verbreitet sind, sondern dass sie auch eine ungeheuer wichtige Rolle im ganzen Haushalte der Natur spielen müssen. Wir können deshalb hier diese Seiten ihrer Naturgeschichte nicht ganz verschweigen, wenn auch die näheren Details in die spezielle und angewandte Bakteriologie gehören.

§. 1. Verbreitung und Vorkommen.

Um zu ermitteln, welche und wie viele Bakterien sich in einem bestimmten Medium (Erde, Luft, Wasser u. s. w.) oder auf und in lebenden Wesen, auf leblosen Gegenständen wie

Digitized by Google

Instrumenten, Kleidern, Hausgeräten u. dgl. befinden, muss man sie natürlich erst auf richtige Weise einsammeln, so dass keine entschlüpfen. Eine direkte mikroskopische Untersuchung mit zugehörenden Färbungen wird hierauf nur in den wenigsten Fällen befriedigende Resultate geben. Man muss sie vielmehr zum Wachsen und Koloniebilden bringen, und zwar so, dass die einzelnen Keime gesondert werden und je seine Kolonie bilden. Hierzu thut in der Regel eine — oft weitgehende — Verdünnung not, wonach die Bakterien auf ein festes und durchsichtiges Substrat verteilt werden, von dem man wieder die einzelnen Kolonieen isolieren und zählen kann. Bei diesen Aussaaten verwendet man jetzt fast immer das Kochsche Gelatine-Verteilungsverfahren in einer oder der anderen Modifikation. Die Zusammensetzung und die chemische Reaktion des Substrates muss nach den höchst verschiedenen Nahrungsansprüchen der Bakterien variiert werden; ebenfalls muss man bei verschiedenen Temperaturen züchten, die Sauerstoffspannung variieren oder möglicherweise den freien Sauerstoff ganz ausschliessen[1]) u. s w. — kurz, es gilt den verschiedenen Lebensansprüchen aller denkbaren Formen entgegenzukommen, und sorgfältige Untersuchungen dieser Art sind in der Wirklichkeit eine sehr schwierige und verwickelte Sache. Da ja aber die Frage von der Verbreitung und dem Vorkommen der Bakterien für die allgemeine Hygiene von grösster Bedeutung ist, hat man schon deswegen eine sehr sorgfältige und weitläufige Methodik ersonnen, auf deren Details wir hier nicht näher eingehen können.[2])

Es muss aber doch betont werden, dass trotz der grossen und sorgfältigen Arbeit, welche für diesen Zweck geopfert wurde, die Verfahren so viele von den Forschern nicht immer bemerkte Fehlerquellen besitzen, dass die errungenen Ergebnisse oft an bedeutender Unsicherheit leiden. Man thut daher wohl daran, auf die angegebenen Zahlen kein zu grosses Ge-

[1]) Um Anaërobionten nachzuweisen, müssen oft ganz besondere Methoden in Anwendung gebracht werden.

[2]) Siehe hierüber die Leitfäden der bakteriologischen Technik.

Digitized by Google

wicht zu legen, ausgenommen, wenn sie mit dem in vernünftige Übereinstimmung gebracht werden kann, was man aus anderen Gründen als das wahrscheinlichste ansehen kann, und namentlich muss man bedenken, dass sich sehr wohl Bakterien dort finden können, wo es dieselben nachzuweisen nicht gelungen ist, weil man vielleicht nicht alle Ansprüche erfüllt hat, die die betreffenden Arten stellen, um hervorwachsen und Kolonieen bilden zu können. Negative Resultate sind besonders oft unsicher, und besonders dann, wenn es den Nachweis schwer züchtbarer pathogener Keime oder die Untersuchung solcher Lokalitäten wie grosse Meertiefen, bestimmte Schichten des Erdbodens (siehe p. 260—61) gilt, wo möglicherweise Bakterien existieren, die ganz andere Ansprüche an das Medium als die gewöhnlichen stellen. Wir brauchen nur daran zu erinnern, wie schwer es war, die Nitrifikationsbakterien nachzuweisen, von denen die nitritbildenden Arten ja gar nicht auf gewöhnlichem organischen Substrat gedeihen (siehe p. 109—110). Erst als Winogradsky die Anwendung der anorganischen Kieselsäuregallerte als Nährboden ersann, gelang die Reinzucht derselben.

Da die Bakterien hauptsächlich von organischen Stoffen leben und im stande sind, als Nahrung fast alles, was sich von diesen auf der Erdoberfläche und im Wasser befindet, auszunutzen, so ist ihre Verbreitung einerseits genau an die der übrigen Lebewesen geknüpft; wo wir organisches Leben sehen, werden wir daher auch fast immer Bakterien zu finden erwarten können. Andererseits ist aber ihre Verbreitung nicht hierauf beschränkt. Denn wegen ihrer oft unglaublich grossen Widerstandsfähigkeit gegen schädliche äussere Einflüsse und ihrer Fähigkeit, in Dauerzuständen (als Sporen u. s. w.) oder eingetrocknet, eingefroren etc. das Leben längere Zeit ohne zu wachsen und sich zu vermehren aufrecht zu erhalten, können sie sich zeitweilig an solchen Stellen aufhalten, wo von Wachstum und Vermehrung keine Rede sein kann, z. B. in der Luft oder an Gegenständen, die ihnen keine Nahrung darbieten. Dieses gilt selbst in Bezug auf solche Formen, wie mehrere

Digitized by Google

der obligaten Parasiten, die ganz exklusive Lebensumstände fordern, um gedeihen zu können; auch können sie als zufällige Gäste und Reisende an Stellen angetroffen werden, wo sie gar nicht zu Hause sind. Die Bakterien im allgemeinen sind daher mehr als irgend eine Organismengruppe Kosmopoliten im wahren Sinne des Worts, und wo die Lebensumstände nicht besonders ungünstig sind, wie in unseren Himmelsstrichen, finden sie sich so gut wie überall an der Oberfläche der Erde, indem sie von Luft und Wasser mitgeführt werden (siehe später).

Was die **geographische Verbreitung** der Bakterien betrifft, so ist unser Wissen infolge der ganzen Beschaffenheit der Sache nur unvollkommen, da in manchen Gegenden der Erde gar keine bakteriologischen Untersuchungen angestellt sind, und die weit überwiegende Anzahl derselben in Mitteleuropa unternommen wurden. Man muss hier zwischen dem Bakterienleben im allgemeinen und der Verbreitung der einzelnen Arten unterscheiden, da natürlicherweise ein recht bedeutender qualitativer und quantitativer Unterschied zwischen verschiedenen Gegenden der Erde, namentlich zwischen den Tropen und den arktischen Regionen, obwaltet. Wo die günstigsten Verhältnisse rücksichtlich der Temperatur und der Feuchtigkeit existieren, wird die Bakterienvegetation auch am üppigsten sein; wahrscheinlich haben aber eine Reihe von anderen physikalischen und meteorologischen Verhältnissen auf dieselbe Einfluss. Einzelne Bakterienarten, wie z. B. die Bakterie des gelben Fiebers, hat nur eine begrenzte geographische Verbreitung. Andere werden Kosmopoliten, weil sie mit dem Menschen wandern und sich nach den verschiedenen Naturverhältnissen einzurichten vermögen; ausserdem tragen Winde, Flüsse und Meeresströmungen zur der Verbreitung vieler Arten bei.

A priori muss man daher die üppigste Bakterienflora in den Tropen, die ärmste in den arktischen Gegenden erwarten. In den Tropen ist sie auch so üppig, dass es noch lange dauern wird, bevor wir sie richtig kennen lernen, und unsere Kennt-

Digitized by Google

nisse des Bakterienlebens der Polargegenden sind daher insofern eingehender. Da die letzte Frage ein nicht geringes, praktisches und theoretisches, Interesse besitzt, werden wir die Resultate derjenigen Untersuchungen, die von Levin auf der Expedition Nathorst' nach Spitzbergen 1898 angestellt wurden, etwas näher erörtern.

Die arktische Luft war ausserordentlich arm an Bakterien, wenn auch nicht von denselben vollständig frei. In ca. 20 Versuchen, an verschiedenen Lokalitäten angestellt, fand Levin nur ein einziges Mal (und zwar an Bord des Expeditionsschiffes) Bakterien (3 Kolonieen), obgleich zu jedem Versuche durchschnittlich 1000 Liter Luft, im ganzen 21600 Liter filtriert wurden. (Oft fanden sich dagegen vereinzelte Kolonieen von Schimmelpilzen.) Dieses Fehlen der Bakterien in der Luft setzt er mit dem wohlbekannten Faktum in Verbindung, dass Menschen in den Polargegenden nicht erkältet oder von anderen ähnlichen Schwächen heimgesucht werden, wie wir sie hier fortwährend zu bekämpfen haben. — Dagegen fand er im Schnee, Eis und Wasser auf dem Lande (in den Flüssen und im Gletscherwasser) immer Bakterien, als Durchschnitt von 78 Versuchen ca. 1 Keim pro 11 ccm Wasser oder geschmolzenes Eis und Schnee; der Schnee enthielt verhältnismässig am meisten. Das Oberflächenwasser des Meeres verhielt sich auf ähnliche Weise, gegen die Tiefe aber nahm die Anzahl der Keime zu. In Wasser von 25 Meter Tiefe von + 3° fand er in 60 ccm 15 Keime, und Wasser von 2700 Meter Tiefe gab, obgleich es nur eine Temperatur von ÷ 1,5° hielt, in 51 ccm 39 Kolonieen, von denen 29 rund und weiss waren, 10 die Gelatine verflüssigten. Von diesen Tiefseeformen waren 3 *Spirillum*-Arten die häufigsten. Alle seine zahlreichen Versuche, um Anaërobionten zu finden, blieben dagegen erfolglos. — Zugleich untersuchte er Eingeweide und Exkremente von mehreren höheren und niederen Tieren und fand die meisten steril. Dieses Resultat muss doch sicher auf einer fehlerhaften Versuchsanordnung beruhen, da andere Forscher (z. B. Chauveau

Digitized by Google

auf der Expedition des Fürsten von Monaco nach Spitzbergen 1899) die Eingeweide derselben Tiere untersuchten und immer überaus üppige Kulturen hieraus erzielten. Die Frage hat ja ein sehr grosses allgemeines wissenschaftliches Interesse.

Ähnliche Naturverhältnisse wie in den Polargegenden wird man auf hohen Gebirgen und Hochebenen wiederfinden. Interessant ist daher, dass u. a. L. Schmelck zu ähnlichen Resultaten wie Levin gelangt ist, als er das Bakterienleben auf dem Jostedals-Brä in Norwegen, eine 1600 Quadratkilometer grosse, schneebedeckte und ca. 2000 Meter über dem Meeresspiegel gelegene Hochebene, untersuchte. Dieser Forscher hat keine Luft-Analysen angestellt, giebt aber die unten stehenden Zahlen für Gletscherwasser und geschmolzenen Schnee an; vom letzteren schmolz er 1 Liter und nahm hieraus Durchschnittsproben. Die Versuche wurden an Ort und Stelle den 18.—19. Juli 1888 angestellt. Die Resultate waren folgende:

	Temp.	Anzahl Bakterien-kolonieen pro ccm
In Flussw. 5 Kilom. v. d. Gletscher entfernt	10°	170 und 200
„ „ 50 Meter „ „ „ „	2°	4 „ 6
„ Schnee in der Höhe von 1800—2000 Meter		2

Fast alle Kolonieen schienen von einer bestimmten Art herzustammen, die *Pseudomonas fluorescens* nahe stand. Obgleich also der Schnee sehr arm an Bakterien war, enthielt er doch nicht unerhebliche Mengen von organischem Stoff (Pflanzen- und Insektenreste), weshalb sich auch mehrere andere Organismen auf demselben befanden (*Sphaerella nivalis*, Mucedineen und Hefepilzen). Da er aber wegen seiner niedrigen Temperatur keinen für das Bakterienleben günstigen Nährboden darbietet und wohl hauptsächlich seinen Inhalt desselben aus der Luft erhält, kann man schon davon ausgehen, dass die letztere auf der öden Hochebene sehr arm an Bakterien ist. — Ähnliche Resultate sind von den hohen Gebirgen Frankreichs und der Schweiz gewonnen (Pasteur).

Digitized by Google

Sehr interessant würde es sein, zuverlässige Nachrichten über die Verbreitung der Bakterien in den Meeren zu erhalten, hierüber wissen wir aber über das Vorkommen der Lichtbakterien hinaus (siehe p. 199) nicht viel. Den Angaben B. Fischers u. a. über den atlantischen Ozean kann nicht grosser Wert beigelegt werden, weil er immer dasselbe Substrat (Fischbouillon-Pepton-Gelatine) verwendete. Er fand, dass an den Küsten und an Plätzen, wo das reichste Pflanzen- und Tierleben (z. B. im Sargassomeer) herrschte, auch das üppigste Bakterienleben gedieh, und es wäre grundlos, dies zu bezweifeln. Wenn er aber in Schlammproben des Meerbodens in Tiefen von 1500—5250 Metern, wo das Wasser eine Temperatur von 2°—5° hatte, und wo nicht geringe Mengen von toten Tieren und Pflanzen angehäuft waren, keine oder jedenfalls nur sehr wenige Bakterien gefunden hat, so beruht dies sicher auf einem Fehler in seiner Versuchsanstellung. Jedenfalls stimmt das nicht mit den Ergebnissen Levins und anderer Forscher (Russel) überein.

Russel stellte diesbezügliche Versuche an teils an der biologischen Station zu Neapel, teils an der zu Woods Holl am atlantischen Ozean vor Massachusetts. Er fand, dass alle Schichten des Wassers von der Küste bis zu einer Entfernung von 20 Seemeilen stark bakterienhaltig waren (durchschnittlich 10—150 Keime pro ccm), und dass die tieferen Schichten oft ebenso reichhaltig wie das Oberflächenwasser waren. Und ausserdem fand er, dass der Schlamm des Meerbodens, allenthalben wo er Proben heraufholte, bis zu einer Entfernung von 100 Seemeilen von der Küste, sehr reich an Bakterien war. Bei Neapel waren z. B. in einer Tiefe von 150 Fuss 200—300000 Keime pro ccm, in 700 Fuss Tiefe ca. 25000 und von hier bis zu einer Tiefe von 3500 Fuss konstant dieselbe Zahl. Die gefundenen Arten waren nur wenige an Zahl und zum Teil dieselben an den Küsten Italiens und Amerikas. In der Regel verflüssigten sie die Gelatine, waren entschieden aërob und mehrere vermochten Nitrate in Nitrite zu reduzieren.

Unter den für das Meer charakteristischen Bakterien

Digitized by Google

müssen besonders die leuchtenden Arten (siehe p. 199) sowie die vielen Schwefelbakterien, die an flachen Küsten wohl gedeihen, genannt werden. —

Wir schreiten dann zum Entwurf der Grundzüge der Bakterienverbreitung an denjenigen Stellen der Erde, wo sie am besten bekannt ist, nämlich an denjenigen Teilen von Europa, die während des letzten Menschenalters die Mittelpunkte der bakteriologischen Forschung gewesen sind. Hier wurde man sich bald über die durchgreifende Bedeutung der Bakterien für die allgemeine Hygiene klar, da es besonders galt, das Vorkommen der pathogenen Formen, ihre Art und Weise, ausserhalb des lebenden Organismus zu leben und sich zu verbreiten, darzulegen. Es zeigte sich ja nämlich, dass mehrere der spezifischen Krankheitserreger oft nur fakultative Schmarotzer waren, und dass selbst die obligaten Parasiten wegen ihrer Widerstandsfähigkeit gegen äussere schädliche Einwirkungen längere oder kürzere Zeit das Leben in der freien Natur erhalten konnten (p. 149—150). Und da man ferner die Bedeutung der Bakterien für die Mineralisierung der organischen Stoffe im Erdboden und Wasser (besonders im Kloakenwasser) ermittelte, wurde es zugleich eine Aufgabe der Agrikulturchemie, ihre Verteilung in diesen Medien darzustellen. Aus dem überwältigenden Material, das bei dieser Veranlassung zu Tage gefördert ist, können wir jedoch hier nur ganz vereinzelte Data von allgemeinerem Interesse erwähnen.

Der Erdboden ist für die Bakterien wie für die meisten anderen Pflanzen das grosse natürliche Substrat, in dem die Hauptanzahl fortwährend wächst und gedeiht, und nur ausnahmsweise sind vereinzelte Formen an einen anderen Nährboden, wie die spezifischen „Wasserbakterien" und die obligat parasitischen Formen, angepasst. Das schliesst nicht aus, dass die meisten Arten wegen ihrer grossen Plastizität zu besonders üppigem Wachstum und Vermehrung unter anderen Verhältnissen, als denjenigen, welche ihnen der Boden gewöhnlich bietet, gebracht werden können — wie ja auch die meisten „wilden" Pflanzen sich in Gewächshäusern züchten lassen. Das Prinzip

Digitized by Google

ist in beiden Fällen das gleiche: sie gegen den Angriff anderer Arten durch Reinzucht zu schützen. — Fast alle in der Luft vorkommenden Bakterien (siehe 265—66) sowie die meisten der Wasserbakterien haben im Erdboden ihren natürlichen Standort und gehen nur gelegentlich durch Eintrocknung oder Auswaschen in die anderen Medien über.

Ganz natürlich hat die chemische und physikalische Beschaffenheit des Erdbodens, die Niveauverhältnisse und hiermit die Beleuchtung, ferner seine Bewachsung oder Benutzung zu anderen Zwecken (zu Gebäuden, als Schuttplätze u. s. w.), seine Nähe den besonderen Herden für Bakterienentwickelung (Düngerhaufen, Friedhöfen u. dgl.) und viele andere Verhältnisse den grössten Einfluss sowohl auf die Quantität als die Qualität seines Bakteriengehaltes. Wo keine besonderen Umstände hinzukommen, wird immer eine gewisse Proportionalität zwischen dem Gehalt des Erdbodens an organischen Stoffen und an Bakterien vorhanden sein, so dass man hieraus im allgemeinen wird schliessen können, wo man das reichste Bakterienleben erwarten kann. Es ist daher auch unmittelbar einleuchtend, dass aërobe Formen nur dort gedeihen, wo der Zutritt von Sauerstoff reichlich ist (nahe an der Oberfläche oder in besonders porösen Bodenarten), während die anaëroben Formen in tieferen Schichten, an sumpfigen Orten, wo der Boden „sauer" wird, u. s. w., vorherrschen. Ebenso verständlich ist, dass thermophile Arten am besten da gedeihen, wo der Boden vom direkten Sonnenlicht erwärmt wird, oder wo andere Bakterien durch Gärungsprozesse u. dgl. eine natürliche hohe Wärme erzeugen, wie auch diejenigen Formen, die gegen den tötenden Einfluss des Lichts besonders empfindlich sind — und das sind wohl die meisten — in den allerobersten Schichten eines direkt beleuchteten Bodens nicht zu finden sein werden. In der Regel wird man daher die meisten Bakterien in der Schicht unmittelbar unter der Oberfläche, in einer Tiefe von 1—2 cm treffen, und ihre Zahl wird mit der Tiefe abnehmen (jedoch mit verschiedenen, merkwürdigen Oscillationen) bis zu einer Tiefe von 3—4—5 Metern, von wo an

Digitized by Google

der Erdboden fast immer bakterienfrei ist. Alle Variationen in der Beschaffenheit des Bodens werden selbstredend auch Variationen des Bakteriengehaltes zur Folge haben, und in dieser Beziehung sind die Jahreszeiten mit ihren verschiedenen Temperatur-, Beleuchtungs- und Feuchtigkeitsverhältnissen ein sehr wichtiger Faktor.

Fränkel fand an verschiedenen Punkten Berlins folgende Anzahl Keime pro Kubikcentimeter:

	in Gartenerde	in überbautem Boden
in 0,0 Meter Tiefe	450000	160000
„ 0,5 „ „	300000	40000
„ 1,0 „ „	150000	10000
„ 1,5 „ „	80000	—
„ 2,0 „ „	200000	6000
„ 2,5 „ „	700	—
„ 3,0 „ „	100	100

Auf einem unbewohnten, mit Wald bewachsenen Hügel, dem Pfingstberg, in der Umgegend von Potsdam, fanden sich:

	27. Mai	15. Juni	3. Novbr.
in 0,0 Meter Tiefe	150000	140000	55000
„ 0,5 „ „	200000	145000	75000
„ 1,0 „ „	2000	1000	7000
„ 1,5 „ „	15000	500	200
„ 2,0 „ „	2000	0	100
„ 2,5 „ „	500	0	0
„ 3,0 „ „	3000	700	1500
„ 3,5 „ „	0	700	50
„ 4,0 „ „	0	150	0
„ 4,5 „ „	100	100	0

Man hat bis jetzt keine befriedigende Erklärung dafür geben können, dass zwischen den bakterienhaltigen Schichten andere Schichten vorkommen, in denen man keine Bakterien findet, wie aus den oben erwähnten Zahlen hervorgeht. Da

Digitized by Google

aber dieses Phänomen recht häufig ist, liegt die Vermutung nahe, dass die Erklärung oft in mangelhaften Versuchsanordnungen zu suchen ist (siehe oben). Die gegebenen Zahlen dürfen natürlich nicht als gemeingültig genommen werden. An anderen Plätzen können sie sowohl weit grösser — man hat Millionen von Keimen pro Kubikcentimeter gezählt — als auch weit geringer sein, wie auch Variationen in Bezug auf die Tiefe und die Jahreszeiten von den erwähnten ganz verschieden sein können.

Was die Qualität des Bakterienlebens im Boden betrifft, so wird man, wie gesagt, fast alle möglichen Formen finden können. Hier wohnt die ganze grosse Schar der Saprophyten, sowohl mehr indifferente Arten wie z. B. *Bac. subtilis*, *Bac. ramosus* und zahlreiche Pigmentbakterien als auch spezifische Gärungsorganismen, kurz, alle diejenigen Formen, die den abbauenden Teil des Kohlenstoff- und Stickstoff-Kreislaufes besorgen (siehe später). Man findet aber auch Arten, die die entgegengesetzten Prozesse verrichten, z. B. die Nitrifikationsbakterien (Kohlensäureassimilation), die Knöllchenbakterien der Leguminosen und *Clostridium Pasteurianum* Winogradsky, der den freien Stickstoff bindet, und wahrscheinlich eine Reihe von anderen unbekannten Formen, deren Züchtung auf künstlichen Nährböden bisher nicht gelang. Einige thermophile Arten gehören auch zu den sogenannten „Bodenbakterien" (Globig, siehe p. 144—45). — Besonders wichtig ist es natürlich zu wissen, welche pathogene Arten im Boden hausen, und von diesen müssen folgende erwähnt werden: 1. von denjenigen, die fortwährend im Erdboden leben und gedeihen können, besonders die Bakterien des Milzbrandes, des Rauschbrandes, des Starrkrampfes und des malignen Ödems; 2. von denjenigen, die als gelegentliche Gäste vorkommen können, Eiterkokken, Bakterien des Typhus, der Diphtherie, Cholera u. s. w.

Das **Wasser** ist insofern ein natürlicheres Substrat für Bakterien, als die meisten derselben am besten in flüssigen Medien gedeihen; da es aber andererseits im allgemeinen weit

Digitized by Google

ärmer an organischen Stoffen als der Boden ist oder jedenfalls bald wird, weil eben die Bakterien die organischen Stoffe in anorganische umwandeln oder dieselben verbrauchen, so wird es nur zeitweilig an solchen Organismen reich sein können, ausgenommen an Stellen, wo fortwährend eine Erneuerung des organischen Stoffs stattfindet; wie an Kloakenmündungen, in der Nähe der grossen Städte, wo zahlreiche tote tierische und pflanzliche Reste sich anhäufen, u. s. w. Die natürlichen Gewässer erhalten fortwährend Zugang von Bakterien aus dem Boden und der Luft. Derjenige Teil des Regenwassers, der in Flüssen und Seeen über die Erdoberfläche hinweg strömt, reisst eine Menge der dort lebenden Bakterien mit sich, und aus der Luft sinken sie infolge ihrer Schwere auf die freien Oberflächen der Flüssigkeiten hinab und werden von diesen festgehalten, wenn sie erst mit derselben in Berührung kommen. Manche derjenigen Formen, die so „unfreiwillig" dem Wasser zugeführt werden, fristen auch nur für eine Zeit ihr Leben hier und sterben teils an Nahrungsmangel, teils unter dem Einfluss des Sonnenlichts, teils durch die Einwirkung von anderen schädlichen bis jetzt nicht genügend aufgeklärten Faktoren. Diese successive Verdünnung der Bakterienmenge in den natürlichen Gewässern hat man die „Selbstreinigung" derselben genannt und dem Sonnenlicht hierbei einen besonders starken Einfluss beigelegt (Buchner, siehe p. 161); sicher sind aber zahlreiche andere Faktoren von Bedeutung, und ausserdem sinkt eine grosse Anzahl von Keimen einfach zu Boden, ohne gerade sofort vernichtet zu werden. Wenn z. B. die Flüsse die grossen Städte verlassen, ist ihr Reichtum an Bakterien in hohem Grade vermehrt, in einigem Abstande von der Stadt verschwinden die meisten derselben wieder. Zurück bleiben dann die eigentlichen „Wasserbakterien", d. i. solche Formen, die fortwährend am besten im Wasser gedeihen, indem sie in Bezug auf die organische Nahrung sehr genügsam und gegen solche Einwirkungen widerstandsfähig sind, denen andere erliegen.

Wie wechselnd der Bakteriengehalt des Wassers sein kann,

Digitized by Google

wird aus einigen Zahlen hervorgehen. Koch fand (1883) im Kanalwasser von Berlin, das Abfluss von Kloaken aufnahm, 46—50 Millionen Keime pro Kubikcentimeter, nach Überrieselung war aber die Anzahl auf ca. 40000 gesunken; in den Drainröhren, die es zuletzt wegleiteten, konnte die Zahl zwischen 460 und 74000 Keime pro Kubikcentimeter variieren. Miquel fand (1889) im Kloakenwasser von Paris 11 Millionen Keime pro Kubikcentimeter, nachdem es aber die Überrieselungsanlagen passiert hatte, nur 580—47530. Gerade vor dem Eintritt der Donau in Wien, enthält sie 176—570 Keime pro Kubikcentimeter, bei der Elisabeth- oder der Radetzkybrücke dagegen eine unzählbare (?) Menge (Kowalski 1888). In der Spree hat man vor Berlin 6140 Keime, nachdem der Fluss die Stadt verliess, dagegen 243000 Keime pro Kubikcentimeter gezählt. — Natürlich sind Gebirgsflüsse in der Regel weit ärmer an Keimen. In der Rhône z. B. hat man in der Schweiz 24—75 Keime pro Kubikcentimeter gezählt. Die Seen sind durchweg auch verhältnismässig bakterienarm, die Anzahl der Keime richtet sich jedoch in hohem Grade nach dem Zu- und Abfluss, den Tiefenverhältnissen, der Lage u. s. w. So enthält nach Schmelck das Trinkwasser Christianias, das von einem See in einem unbewohnten 160 Meter über dem Meeresspiegel liegenden Ort (Mariedalsvandet) hergeleitet wird, unter normalen Verhältnissen nur 10—60 Keime pro Kubikcentimeter, nachdem es eine 6 Kilometer lange, geschlossene Leitung passiert hat. Fol und Dunant fanden im Genfersee 30, Cramer im Vierwaldstädtersee in der Tiefe 8, an der Oberfläche 51, im Zürichersee 57—548 Keime pro Kubikcentimeter.[1])

Da der Boden, wie oben erwähnt, mit zunehmender Tiefe bakterienärmer und verhältnismässig schnell völlig keimfrei wird, weil die Bakterien durch die oberen Erdschichten abfiltriert werden, so ist das Grundwasser infolgedessen ent-

[1]) Die meisten der hier angeführten Zahlen stammen aus H. A. Nielsen: Om Bakterier i Drikkevand, Kjöbenhavn 1890.

Digitized by Google

weder bakterienarm oder bakterienfrei, je nach den Tiefenverhältnissen und der Bodenbeschaffenheit. Das nämliche gilt daher auch für Quell- und Brunnenwasser. Im ganzen gehört das Quellwasser zum besten und gesündesten Trinkwasser. Wenn Brunnenwasser oft einen üblen Geruch oder Geschmack erhält oder gar gesundheitsgefährlich wird, so kann dies mehrere Ursachen haben. Ohne weiteres brauchen die Bakterien nicht daran schuld zu sein, gewöhnlich sind sie es jedoch, indem der Brunnen stets mit Bakterien verunreinigt wird, entweder, weil er offen steht, so dass die Keime der Luft ungehinderten Zutritt haben, oder weil er sich in zu grosser Nähe von Dünger- und Schutthaufen, Friedhöfen u. dgl. befindet, von wo Unreinlichkeiten in denselben hinabsickern. Und wenn er so reichlich mit organischen Stoffen versehen wird, so hindert nichts, dass Fäulnisbakterien und gewisse pathogene Arten gedeihen und sich im Brunnen längere Zeit halten können. — In grösseren Städten mit zeitgemässer Wasserversorgung wird jetzt das Trinkwasser immer durch Filtration von seinem Bakteriengehalt befreit. Doch erhält es immer in den Leitungen Zugang von neuen Arten; dieselben sind aber unter normalen Verhältnissen von ganz harmloser Natur, so dass selbst ein grosser Bakteriengehalt in sanitärer Beziehung keine Gefahr mitzuführen braucht.

In Regenwasser, Schnee, Hagel und Tau finden sich auch Bakterien, die aus der Luft ausgewaschen werden, weshalb sich hier die Anzahl nach dem Bakteriengehalt in der Luft richtet. Je länger der Regen und der Schneefall dauert, um so geringer wird der Bakteriengehalt, weil die Luft allmählich vollständig gereinigt wird. Ganz merkwürdig ist es, wenn Bujwid in einem Hagelkorn von 5 cm Länge und 3 cm Dicke nach wiederholten Abwaschungen mit sterilem Wasser 21 000 Keime pro Kubikcentimeter Schmelzwasser fand.

Unter den ständigen Bewohnern des Wassers findet sich eine Reihe von gewöhnlich selbstbeweglichen Stäbchen und Spirillen, von denen einige interessante Farbstoffbakterien sind, z. B. *Bacillus kiliensis*, *Pseudomonas berolinensis*, *Spirillum*

Digitized by Google

rubrum u. s. w. Von den pathogenen Formen können Typhus und Cholera sich längere Zeit im Wasser am Leben halten.

Die Bakterien der **Luft** stammen, wie erwähnt, fast alle aus dem Erdboden. Keine derselben kann in der Luft wachsen oder sich vermehren; dieselbe kann nur ein gelegentlicher und zeitweiliger Aufenthaltsort für Bakterien werden, wenn diese in Dauerzuständen, eingetrocknet oder als Sporen, mit dem Staube oder auf ähnliche Weise aufgewirbelt werden und sich kürzere oder längere Zeit auf dem Wege von einem Nährboden zum anderen schwebend halten. Freie, ruhige Wasseroberflächen können keine Keime an die Luft abgeben, dasselbe gilt von ebenen festen oder namentlich feuchten Gegenständen. Nur wenn Wasser aufgespritzt wird oder aufschäumt und sofort verdampft, können Keime mitfolgen und in der Luft verbleiben, und vom Erdboden werden sie hauptsächlich mit dem Staube freigemacht, wenn jener eintrocknet. Hernach können Luftströmungen und Winde die Keime weit herumtragen, früher oder später werden sie jedoch infolge der Schwerkraft auf die Erdoberfläche gelangen. Ob sie dann keimfähig sind, hängt von ihrer Widerstandsfähigkeit gegen Austrocknung und Licht und von der Zeitdauer, in welcher sie diesen Faktoren ausgesetzt gewesen, ab. Infolge dieser Verhältnisse wird der Bakteriengehalt der Luft an den verschiedenen Orten und zu verschiedenen Jahreszeiten sehr ungleichsein. In der ruhigen Luft sinken alle Keime allmählich zu Boden, und aus diesem Grunde wird die Luft in geschlossenen Räumen keimfrei. Nach einer längeren Periode mit trockener und bewegter Luft wächst die Keimmenge stark und, wenn sonst alle Verhältnisse gleich sind, ist sie über Strassen und starkbelebten Wegen am grössten, sofern dieselben trocken gelassen werden (der Nutzen der Strassenbesprengung besteht hauptsächlich darin, dass die Keime an dem Boden festgehalten werden); ferner über solchen Orten, die eben die Herde eines reichen Bakterienlebens sind. Während man z. B. im Freien 10—15 Bakterienkeime pro 100 Liter Luft gezählt hat, so hat man in der Luft eines Krankenhauses von 30—100 Keimen

Digitized by Google

in demselben Volumen gefunden; besonders reich an Keimen sind die Lokale der Lumpensammler. Auf hohen Gebirgen, über den grossen Ozeanen oder in der Luft über den grossen Wüsten, wo längere Zeit Windstille vorherrscht u. s. w., kann die Luft vollends keimfrei sein (vgl. die arktische Luft, p. 255).

Wie die Quantität, so kann natürlich auch die Qualität der Bakterien in der Luft verschieden sein. Einzelne Formen vertragen nicht die Austrocknung, die eine notwendige Bedingung für ihren Transport in die Luft ist, so dass es praktisch nur von Bedeutung ist zu wissen, welche lebefähigen Keime sich finden können. Die grösste Bedeutung haben die gewöhnlichen Gärungsorganismen, die sich mit der Luft allenthalben einfinden und bewirken, dass unsere Nahrungsmittel sich nicht halten und dass aller organische Stoff, der ohne besondere Massregeln freiliegt, bei passender Temperatur und Feuchtigkeit nach und nach zu anorganischem Stoff umgebildet wird. Wir werden dann auch unter den Luftkeimen gewöhnlich z. B. die Buttersäure-, Milchsäure- und Fäulnisbakterien finden, ferner eine Reihe von farbstoffbildenden Arten und viele „indifferente" Formen als z. B. *Bac. subtilis*. Aber auch gefährliche pathogene Arten wie Tuberkulose, Diphtherie und Typhus vermögen sich kürzere oder längere Zeit in der Luft keimfähig und virulent zu halten (siehe p. 149—150), und wahrscheinlich verbreiten sich gewisse Epidemieen, wie z. B. die Influenza, auf diesem Wege.

Selbstredend gelangen die Bakterien der Luft bei der Atmung in unseren Körper, und da diejenige Luft, die wir ausatmen, bakterienfrei ist, müssen sie in den Luftwegen zurückgehalten sein, indem dieselben als Filter wirken. Wenn dies doch nur ausnahmsweise für die Gesundheit gefährliche Folgen hat, so müssen die pathogenen Bakterien entweder auf irgend eine Weise vernichtet werden oder auch nur verhältnismässig selten in der Luft in virulentem Zustande vorkommen. Das normale Nasensekret spielt hier eine Rolle, indem es baktericide Eigenschaften besitzt (Schousboe).

Digitized by Google

Wenn Boden, Luft und Wasser mit Bakterien so reichlich versehen sind, wie jetzt besprochen ist, so ist damit gegeben, dass alle **leblosen Gegenstände** und **lebenden Wesen**, die sich auf der Erde befinden, auch nicht unbehelligt bleiben. Es würde uns hier zu weit führen, wenn wir die Verteilung näher erörtern wollten, und wir werden uns daher mit ganz wenigen diesbezüglichen Bemerkungen begnügen, auch weil man über diese Frage aus dem vorhergehenden selbst wird Schlüsse ziehen können. So leuchtet von selbst ein, dass alle guten Nährsubstrate ohne Sterilisation und Schutz gegen Infektion schnell von unzähligen Bakterien heimgesucht werden. Dies gilt vor allem einem so wichtigen Nahrungsmittel wie Milch, die aus diesem Grunde leider allzu oft der Infektionsträger bei vielen gefährlichen Krankheiten geworden ist. Aber selbst diejenigen Gegenstände, die den Bakterien keine Nahrung bieten, werden von denselben behaftet. Aus diesem Grunde muss ja der Wundarzt seine Instrumente sorgfältig reinigen, bevor er operiert, und man muss mit der Benutzung von Kleidungsstücken oder anderen Gegenständen, die von Personen mit ansteckenden Krankheiten benutzt wurden, vorsichtig sein. Will man Reinkulturen von Bakterien anlegen, so muss man allen diesen Umständen Rechnung tragen, und es ist überhaupt unmöglich, im täglichen Leben mit zahlreichen Bakterien nicht in Berührung zu kommen. Sie hausen auch massenhaft an uns selber, an der Haut und im Darm, bisweilen auch — namentlich unter Krankheiten — im Blut und in den Geweben, da die meisten Entzündungen und ansteckenden Krankheiten in Bakterien ihre Ursache haben. Mit der Luft und der Nahrung gelangen sie in unsere Lungen und unseren Darm. Mehrere Arten haben am letzten Ort ihren natürlichen Standort und finden sich hier immer. Im Magen gehen die meisten durch die Einwirkung des sauren Magensaftes zu Grunde, im Darm treten sie aber wieder in zahllosen Scharen auf, von denen etliche vielleicht bei der Bearbeitung der Nahrung uns einigen Nutzen schaffen, so dass wir vielleicht mit denselben in einer Art von Symbiose leben (siehe p. 183).

Digitized by Google

Es findet sich also kaum eine Gruppe von Lebewesen, die so allgemein verbreitet ist, wie die Bakterien.

§ 2. Bedeutung im Haushalte der Natur.

Fossile Bakterien.

In Übereinstimmung mit ihrer enormen Verbreitung und ihren vielfachen Lebensäusserungen spielen die Bakterien auch eine überaus bedeutungsvolle Rolle in der Natur. Wir werden hier auf ihren Einfluss auf die Gesundheit anderer Lebewesen, der zu wiederholten Malen im vorhergehenden gelegentlich berührt wurde, nicht näher eingehen; die eingehendere Behandlung dieser Frage gehört der Pathologie und der Hygiene. Auch können wir ihre Anwendung als Nutzpflanzen der Industrie und des Ackerbaues nur streifen, und uns damit begnügen, die Hauptzüge ihrer Beteiligung an dem Kreislauf der beiden für die Erhaltung des Lebens so wichtigen Elemente, des Kohlenstoffs und des Stickstoffs, anzudeuten.

Diese beiden Stoffe finden sich auf der Erde in verhältnismässig geringen Mengen, indem der Kohlenstoff nur ca. 0,2%, der Stickstoff (einschliesslich des freien Stickstoffs der Atmosphäre) ca. 0,02% der gesamten Erdmasse ausmacht. Da aber der grösste Teil derselben als Bestandteile der Körper der Lebewesen aufgenommen werden, so ist es für die ständige Aufrechthaltung und Erneuerung des Lebens eine notwendige Bedingung, dass diese Stoffe aus der einen Verbindung in die andere zirkulieren und allmählich in solche Zustände gelangen, dass sie von Tieren und Pflanzen assimiliert, d. h. als Nährstoffe benutzt werden können. In den Körpern werden sie Bestandteile der kompliziertesten und nach unseren Begriffen „höchsten" chemischen Verbindungen, die wir kennen, nämlich der Eiweissstoffe. Diese können für einige Organismen direkt als Nährstoffe dienen und so aus dem einen in den anderen wandern: anderen aber, wie den grünen Pflanzen, sind sie im allgemeinen wertlos, da diese hauptsächlich ihre Kohlen- und Stickstoffnahrung in anorganischer Form, als Kohlen-

Digitized by Google

säure und Nitrate (oder vielleicht als Ammoniaksalze) haben müssen. Wenn die Eiweissstoffe dann — besonders nach dem Tode desjenigen Organismus, von dem sie einen Hauptbestandteil ausmachen — für eine grosse Gruppe von Organismen keinen Wert länger als Nahrung haben, und da der Kohlen- und Stickstoff doch allmählich zu Eiweissstoffen oder ähnlichen Verbindungen (zum grossen Teil auch zu Kohlenhydraten) aufgebaut werden, so ist es ganz notwendig, wenn der Vorrat der Erde an Kohlen- und Stickstoff nicht verbraucht werden soll, dass diese hoch zusammengesetzten Moleküle wieder zu immer weniger zusammengesetzten zerlegt und zuletzt zu anorganischem Stoff werden.

Diese Arbeit verrichten die Bakterien vor allen anderen. Kaum ist ein Lebewesen gestorben, so wird sein Körper von einer Reihe verschiedener Bakterien angegriffen, die entweder jede für sich oder im Verein durch Einleiten von Gärungs- und Fäulnisprozessen nach und nach den organischen Stoff zu solchen anorganischen Verbindungen wie besonders Kohlensäure, Ammoniak und Salpetersäure umbilden, die dann wieder den grünen Pflanzen als Nahrung dienen und so den Kreislauf durch die Organismen von neuem anfangen können. Je schneller und vollständiger diese Zerlegungsprozesse geschehen, desto üppiger blüht das Leben, desto lebhafter geschieht die ewige Erneuerung, durch welche der eine Organismus den anderen ablöst und die Kontinuität des organischen Lebens aufrecht erhalten wird. Und ohne die Mitwirkung der Bakterien wäre dieses in unserer Naturordnung unmöglich. Keine andere Gruppe von bekannten Organismen könnt eihren Platz ausfüllen.

Grosse Bedeutung — vielleicht grösser, als wir noch wissen — haben die Bakterien auch bei der Ausführung der entgegengesetzten Prozesse: der Bindung des freien Stickstoffs (wie die Knöllchenbakterien der Leguminosen und *Clostridium Pasteurianum* Winogradsky) und der Assimilation der Kohlensäure (wie die Nitrifikationsbakterien). Durch den ersten Prozess werden grosse Teile desjenigen Stickstoffs, der bei den verschiedenen Stoffwechselprozessen freigemacht wird,

Digitized by Google

wieder in den Kreislauf hineingezogen, und diese Funktion vermögen, so weit bekannt, keine der höheren Pflanzen und Tiere zu verrichten. Ferner scheinen sie die Kohlensäureassimilation auf ungewöhnliche Weise, ohne Hülfe des Lichts, das sonst den grünen Pflanzen unentbehrlich ist, zu betreiben. Dadurch werden die Bakterien von der Existenz anderer Lebewesen unabhängig, und es ist darum wahrscheinlich, dass sie infolgedessen und in Übereinstimmung mit ihrer verhältnismässig einfachen Organisation zu den ersten auf der Erde entstandenen Organismen gehören.

Übrigens liegen auch Beobachtungen vor, dass die Bakterien jedenfalls gleichzeitig mit den ältesten Organismen gelebt haben und schon damals eine bedeutsame Rolle alle Gärungsorganismen gespielt haben. B. Renault hat (1896) überall Bakterien in Versteinerungen aus verschiedenen Erdperioden als in fossilen Pflanzen, Koprolithen und Zähnen, in kohlenhaltigen Kreideschichten aus Juraschichten, aus dem Perm, aus der Steinkohlenzeit, ja sogar aus dem Devon gefunden. Gleichzeitig mit den Bakterien konnte er, wo sie sich in pflanzlichen Geweben befanden, die Zerstörung derselben durch die Einwirkung der Bakterien nachweisen. Es fanden sich sowohl Mikrokokken als Stäbchenbakterien von wechselnden Grössen, von 0,4—12 μ an bzw. Diameter und Länge, und in mehreren konnten Sporen nachgewiesen werden. In fossilen Zähnen fand er Formen, die an diejenigen erinnerten, die noch heutzutage Caries hervorrufen. In Farnsporangien fand er eine Art, die er *Bacillus Gramma* nannte, und die durch ihre verzweigten Formen an Tuberkel- und Diphtheribakterien erinnerte. Diese interessante Untersuchung findet sich in *Annales des sciences naturelles, VIII. sèrie, Botanique II*, 1896, und ist von zahlreichen Abbildungen nach Mikrophotographieen begleitet, die einen sehr zuverlässigen Eindruck machen.

Wenn also Bakterien sicher gleichzeitig mit den ersten anderen Lebewesen existierten, so wäre es ja auch sehr wohl möglich, dass sie noch vor diesen den Erdboden belebten.

Digitized by Google

ZWEITER ABSCHNITT.

SPEZIELLER TEIL.

Digitized by Google

Digitized by Google

ERSTES KAPITEL.

BESCHREIBUNG DER WICHTIGSTEN BAKTERIENARTEN.

Bei der folgenden Beschreibung folgen wir den Hauptzügen nach dem von Migula aufgestellten System. Wenn auch dasselbe Mängel besitzt und auf dem gegenwärtigen Standpunkt unseres Wissens notwendigerweise besitzen muss, so scheint es uns doch zur Zeit das am besten anwendbare zu sein unter den nicht ganz wenigen „Systemen", die im Laufe der späteren Jahre sowohl von botanischer als auch von medizinischer Seite geschaffen wurden. Nur der wichtigsten Arten, d. h. solcher, die entweder durch ihre morphologischen oder biologischen Verhältnisse ein besonderes Interesse beanspruchen, wird Erwähnung gethan werden. In Übereinstimmung mit dem Plan des Buches wird auf die botanische Seite der Bakteriologie das Hauptgewicht gelegt, und die nachfolgende Darstellung ist als eine allgemeine Grundlage für speziellere Richtungen verfolgende Studien anzusehen. Daher nimmt die Besprechung der morphologischen, allgemein biologischen und kulturellen Eigenschaften[1]) der Bakterien

[1]) Als bekannt setzen wir die verschiedenen Formen von Reinkulturen (Platten-, Stich-, Risskulturen) voraus und verweisen in Bezug auf diese auf die üblichen Lehrbücher der bakteriologischen Technik. Dasselbe gilt für das, was die gewöhnlichen Methoden zur Färbung der Bakterien betrifft, z. B. die Gramsche Jodviolettmethode, die allgemein benutzt ist und in jeder Technik beschrieben wird, weshalb dies Verfahren hier nicht näher erörtert zu werden

Digitized by Google

einen relativ grossen Platz ein, während wir in Bezug auf die speziellere technische und medizinische Bakteriologie auf Handbücher wie die Seite 101 erwähnten verweisen.[1])

Dieses Kapitel ist der Beschreibung der Bakterien geweiht; im folgenden (letzten) Kapitel werden als Anhang zu diesen die sogenannten Strahlenpilze (*Actinomycetes*) kurz besprochen werden, eine Gruppe von Organismen, die ehedem zu den Bakterien gerechnet wurden, nach den neueren Untersuchungen aber besser als echte Pilze aufzufassen sind.

I. Haplobacterinae s. Alfr. Fischer.

Eigentliche Bakterien. Bakterien im engeren Begriffe.

Im Gegensatz zu der Gruppe der Trichobacterinae, zu der eine geringe Anzahl von grossen fadenförmigen Wasserbakterien gehört, rechnen wir zu dieser Gruppe alle eigentlichen kleinen Bakterien, oder diejenigen, an die man im all-

---

braucht. Dagegen scheint es angebracht zu sein, eine andere Methode zur isolierten Färbung der Bakterien zu erwähnen, welche in der unten beschriebenen Form von dem dänischen Arzte Claudius angegeben worden ist und mehrere Vorteile vor der Gramschen Methode voraus hat. Bei dieser Methode (der „Methylviolett-Pikrinsäuremethode") verfährt man kurz folgendermassen: Man lässt eine schwache Methylviolettlösung (1—2 Promille) auf die fixierten Bakterien (in Deckglaspräparaten oder in Schnitten) wenige Minuten einwirken, spült das Präparat in Wasser ab, bringt es hierauf 1—2 Minuten in eine starke (50—100 Proz.) Pikrinsäurelösung, spült wieder mit Wasser, trocknet durch vorsichtiges Abdrücken mit Fliesspapier und differentiiert zuletzt mit Nelkenöl oder Pikrinanilin (1 Promille), bis das Präparat total entfärbt zu sein scheint. Dieses Verfahren giebt schöne, kontrastreiche Färbungen; durch dasselbe werden ungefähr dieselben Bakterien wie nach Gram gefärbt, bei vereinzelten Arten scheint ersteres jedoch konstantere Resultate als die Gramsche Methode zu geben, so bei *Bacillus oedematis maligni* und *Bac. Chauveaui* (siehe dieselben). Im folgenden ist daher bei den wichtigsten Bakterienarten angegeben, ob sie nach Gram oder Claudius färbbar sind.

[1]) Ferner auf Alb. Klöcker, Die Gärungsorganismen in Theorie und Praxis der Alkoholgärungsgewerbe, 1900, wo die Arbeitsmethoden des Carlsberg-Laboratoriums dargestellt sind.

Digitized by Google

gemeinen denkt, wenn von Bakterien die Rede ist, also z. B. die krankheitserregenden, pathogenen Arten.

Die Individuen sind einzellig, kugel-, stäbchen- oder schraubenförmig; sie kommen entweder einzeln vor oder in Zellverbänden von den p. 5—15 beschriebenen Wuchsformen. Eine Bildung von endogenen, dickwandigen Dauersporen ist bei nicht wenigen Arten bekannt, besonders bei den stabförmigen (siehe p. 49—65). Eine grosse Anzahl von Arten sind mittelst Geisseln beweglich, die entweder an den Polen der Zellen entspringen oder gleichmässig über die ganze Zelloberfläche verteilt sind (siehe p. 31—38). Dagegen kennt man in dieser Gruppe keine lateralen Geisseln (siehe *Cladothrix* unter den *Trichobacterinae*).

Die Gruppe der *Haplobacterinae* in dem Sinne, wie wir sie auffassen, scheint eine natürliche Abteilung zu sein, deren Formen wirklich verwandt[1]) sind; dagegen besteht kaum eine nahe Verwandtschaft zwischen dieser Gruppe und der der *Trichobacterinae*.

Schon früher (p. 92—98) haben wir den Grundzügen nach die verschiedenen Vermutungen erörtert, die in Bezug auf die Verwandtschaft der eigentlichen Bakterien mit anderen Organismen, nämlich den Cyanophyceen, Flagellaten und gewissen niederen Ascomyceten, entstanden sind. Indem wir hierauf verweisen, soll hier nur eben erwähnt werden, dass wir zur Zeit keine Organismengruppe anzugeben vermögen, mit denen die *Haplobacterinae* unzweifelhaft verwandt sind, und dass sie daher vorläufig am besten als eine eigene Abteilung auf-

[1]) Hiervon müssen doch verschiedene Schwefelbakterien ausgenommen werden, deren Verwandtschaft mit den typischen Bakterien zweifelhaft ist, vorläufig aber doch mit diesen zusammengestellt werden. Ferner ist es auch zweifelhaft, ob die Arten der Gattung *Spirochaete* (siehe dieselbe) wirkliche Bakterien sind. Sie bestehen aus schraubig gewundenen, sehr flexilen Fäden, bei denen kein Nachweis einer Gliederung in Zellen gelungen ist. Durch ihre eigentümlichen (p. 42 beschriebenen) Bewegungen weichen sie von den typischen Bakterien ganz ab und schliessen sich an die blaugrünen Algen der Gattung *Spirulina* an, die jenen völlig an Form gleichen, sowie durch die Eigentümlichkeit, dass die Fäden, scheinbar wenigstens, einzellig sind.

Digitized by Google

zufassen sind, welche die am niedrigsten stehenden aller bekannten Organismen enthält.

1. Familie **Coccaceae,** Kugelbakterien.

Die Zellen sind in freiem Zustande kugelig. Die Zellteilungen vollziehen sich nach 1, 2 oder 3 Richtungen des Raumes (Wuchsformen: *Monococcus*, *Diplococcus*, *Tetracoccus*, *Merismopedia*, *Sarcina* siehe p. 6—9). Vor der Teilung strecken sich die kugelförmigen Zellen nicht, sondern werden in zwei Halbkugeln gespalten (siehe hierüber p. 47—49). Die meisten Arten besitzen keine Geisseln und sind daher stets unbeweglich (die Gattungen *Streptococcus*, *Micrococcus*, *Sarcina*); bei anderen finden sich Geisseln, und diese haben daher Bewegungsvermögen (die Gattungen *Planococcus* und *Planosarcina*). Endosporenbildung ist mit Sicherheit bei keiner Kugelbakterie bekannt, obgleich mehrere Angaben hierüber vorliegen.

Streptococcus Billroth.

Die Zellen sind kugelig und unbegeisselt. Sie teilen sich stets nur nach einer Richtung des Raumes, und wenn sie nach der Teilung nicht sofort von einander getrennt werden, so kommen hierdurch perlschnurförmige Ketten wie bei den Cyanophyceen der Gattungen *Anabaena* u. s. w. zu stande. Bisweilen trennen sich die Zellen schneller von einander: es entstehen die Wuchsformen *Monococcus* oder *Diplococcus*. Diese Vorgänge sind in hohem Grade von den äusseren Umständen, unter denen die Bakterien gezüchtet werden, abhängig, so dass sie auf dem einen Nährboden als typische perlschnurförmige Ketten (Wuchsform *Streptococcus*), auf einem anderen ausschliesslich als einzelne oder höchstens

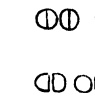


Fig. 116. Schema der Zellteilung bei einer Kugelbakterie. Die Zellen werden gespalten, ohne sich vor der Zellteilung zu strecken. (Nach Migula.)

Digitized by Google

zu zweien vereinte Zellen wachsen. Dieses hängt wieder damit zusammen, dass die Verbindung der Zellen zu Ketten durch Verschleimung oder Gallertbildung der Zellwände verursacht wird, wodurch sie an einander kleben, und da die Gallertbildung von der Beschaffenheit des Substrates abhängig ist, so findet dasselbe in Bezug auf die Wuchsformen statt. Wie früher beschrieben (p. 57—59), hat man gemeint bei gewissen *Streptococcus*-Arten echte Arthrosporen zu finden (van Tieghem), dies scheint jedoch nach neueren Untersuchungen nicht richtig zu sein. Eine Bildung von Endosporen ist bisher bei der Gattung *Streptococcus* nicht bekannt.

A. Pathogene Arten.

Streptococcus pyogenes Rosenbach und **Streptococcus erysipelatos** Fehleisen sind zwei einander sehr nahestehende Formen, wenn nicht sogar Rassen derselben Art, die weder morphologisch noch kulturell mit Sicherheit von einander unterschieden werden können. *Streptococcus pyogenes* scheint eine weniger virulente Form zu sein.

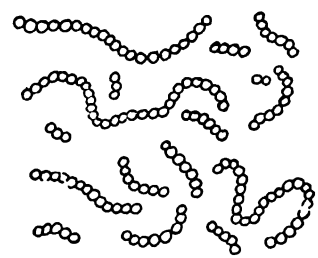


Fig. 117. *Streptococcus pyogenes* Rosenbach (*S. erysipelatos* Fehleisen). Ketten aus einer jungen Bouillonkultur. 1000:1. (Nach Migula.)

Sehr variabel in Bezug auf die Grösse der Zellen und die Länge der Ketten; bisweilen sind sie sehr kurz, bisweilen lang und mehrmals zusammengeschlungen (*Streptococcus brevis*, *Streptococcus longus*), diese Formen sind aber wenig konstant und in hohem Grade von denjenigen Bedingungen abhängig, unter denen die Bakterien gelebt haben. In den Ketten findet man oft einzelne Zellen, die glänzend sind und die einen grösseren Durchmesser als die übrigen Zellen besitzen (siehe p. 58 Fig. 67); ihre eventuelle Bedeutung ist nicht bekannt; sie sind sicher keine Sporen, sondern müssen eher mit den

Digitized by Google

sogenannten Heterocysten (Terminalzellen) bei den Cyanophyceen verglichen werden. Mit den gewöhnlichen Färbmitteln färbbar, auch nach Gram und Claudius. Bisweilen findet man die Zellen von einer deutlichen Kapsel umgeben.

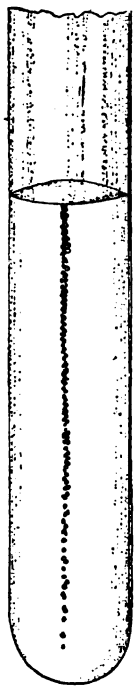


Fig. 118. *Streptococcus pyogenes* Rosenbach. Gelatinestichkultur. (Nach Migula.)

Streptococcus pyogenes ist sowohl für Menschen als auch für Tiere pathogen; er ist als Ursache verschiedener akuter Entzündungen des Bindegewebes bekannt; hiervon gelangt er leicht durch die Lymph- und Blutgefässe zu anderen Organen, wo er ebenfalls purulente Entzündungen (metastatische Suppuration, Pyämie) hervorrufen kann. Andere Krankheiten, die durch diese Bakterie erregt werden, sind Erysipel (*Str. erysipelatos*) und Puerperalfieber.

Fakultativer Anaërobiont. Lässt sich leicht auf künstlichen Substraten schon bei gewöhnlicher Zimmertemperatur, am besten aber bei Bluttemperatur, züchten. Die Kolonieen sind weiss und zeigen nichts besonders Charakteristisches. In Gelatinestichkulturen wächst er nicht an der Oberfläche, sondern längs dem Impfstich in der Form von kleinen weissen Kugeln, die allmählich zu einem weissen Strich zusammenfliessen. Er verflüssigt die Gelatine nicht. In Bouillon bildet er lange Ketten und tritt wie so viele anderen Streptokokken in Form von Flocken (kleinen Knäueln) an den Seiten des Kulturgefässes auf. Die Kulturen verlieren die Virulenz leicht.

Streptococcus equi Schütz, Kitt. Druse des Pferdes.

Auch diese Art steht dem *Streptococcus pyogenes* nahe. In morphologischer Beziehung zeichnet sie sich durch ihre oft sehr langen rosenkranzähnlichen Ketten aus, die besonders

Digitized by Google

im Körper des Wirtorganismus eine bedeutende Länge erreichen; übrigens ist sie durch ihre morphologischen Verhältnisse kaum von *Str. pyogenes* zu unterscheiden. Wird wie dieser nach Gram gefärbt.

Dieser Streptococcus ist für Pferde pathogen und die Ursache der sogenannten Druse derselben; ist ausserdem pathogen für Hausmäuse. Auf künstlichem Substrat züchtbar, wächst nur schlecht auf Gelatine, etwas besser auf Agarplatten in Gestalt kleiner wesentlicher durchscheinender Kolonieen, von deren Rand oft ringförmige Ausläufer entspringen.

In Agarstichkulturen entstehen an mehreren Stellen vom Impfstich aus eigentümliche senkrechte, abgerundete, flügelförmige Ausläufer.

Streptococcus agalactiae Adametz. *Str. agalactiae contagiosae* Kitt. *Str. mastitidis sporadicae* (vel *epidemicae*) Guillebeau.

Bildet lange (1 μ dicke) verschlungene Ketten, wie bei den vorhergehenden Arten. Er verursacht Euterentzündung bei Kühen und Ziegen, wodurch die Milchproduktion sehr sparsam wird oder sogar zuletzt ganz aufhört.

Fakultativer Anaërobiont, der sich auf den üblichen Substraten schon bei gewöhnlicher Zimmertemperatur züchten lässt.

B. Nicht pathogene Arten.

Streptococcus mesenterioïdes (Cienkowski, van Tieghem) Migula. Froschlaichbakterie.

Kürzere (oft in *Diplococcus*-Form) oder längere Ketten von runden (ca. 1 μ) breiten Zellen. Für diese Art besonders charakteristisch sind die kolossalen Kapselbildungen, die an Mächtigkeit die vegetativen Zellen viele Male übertreffen (siehe Fig. 119). Dieselben gelangen aber nur dann zur Entwickelung, wenn die Bakterie in zuckerhaltigem Substrat wächst; wenn man sie z. B. in gewöhnlicher Bouillon ohne Zusatz von Zucker züchtet, gedeiht sie zwar gut, wächst und

Digitized by Google

teilt sich lebhaft, die Wände verbleiben aber wie bei einem gewöhnlichen Streptococcus dünn und zeigen keine Andeutung von Kapselbildung. Überträgt man indes solche kapselfreie Individuen auf einen Nährboden, der Rohrzucker oder Dextrose enthält, so entstehen bald mächtige gallertartige Hüllen um die Zellen, indem die äussersten Wandpartieen anschwellen. Diese Gallerthüllen zeigen anfangs oft eine geschichtete Struktur, wie sie sich auch anfangs von denen der Nachbarindividuen scharf abheben, später aber fliessen sie zu einer strukturlosen schleimigen Masse (Zoogloea) zusammen, in der die Zellgrenzen nicht länger nachzuweisen sind. Be-

a b c

Fig. 119. *Streptococcus mesenterioïdes* (Cienkowski, van Tieghem) Migula, *Froschlaichbakterie*, *Leuconostoc*.
a Kurze Ketten aus zuckerfreiem Substrat, b und c Zellen aus zuckerhaltigem Substrat, hier werden Kapseln gebildet. 1200:1. (Nach Liesenberg und Zopf.)

sonders auf Scheiben von Zuckerrüben entstehen charakteristische Zoogloeamassen von recht fester, fast knorpeliger Beschaffenheit und mit einer eigentümlich gefalteten (mesenterienähnlichen, hieraus der Artname) Oberfläche; später werden die Zoogloeen in der Regel weicher und schleimiger. Die Gallerte besteht aus Dextran, einem gummiartigen Kohlenhydrat, und ist in konzentrierter Schwefelsäure, Kali- und Natronlauge sowie Chlorzinkjod lösbar.

Wie früher erwähnt, hat van Tieghem bei dieser Bakterie Arthrosporen zu finden geglaubt (siehe p. 58), von denen angegeben wurde, dass sie entständen, wenn der Nährboden arm an Nährstoffen war, und die unter Sprengung und Abwerfung der Wand sollten keimen können. Diejenigen

Digitized by Google

Forscher, die später diese Bakterie studiert haben (namentlich Liesenberg und Zopf sowie Migula), verneinen jedoch die Richtigkeit der Angaben van Tieghems.

Streptococcus mesenterioïdes ruft Dextrangärung in Lösungen verschiedener Zuckerarten (Dextrose, Rohrzucker u. s. w.) hervor, in der Weise, dass er sie zu den erwähnten schleimigen Dextranmassen umbildet (s. p. 231). Er enthält das Ferment Invertin und spaltet wahrscheinlich durch dasselbe erst den Rohrzucker zu Traubenzucker, bevor die Dextrangärung stattfindet. Diese Gärung kann mit grösserer Intensität vor sich gehen, und sehr bedeutende Zuckermengen können in kurzer Zeit umgebildet und dadurch zerstört werden; daher war *Str. mesenterioïdes* oder *Leuconostoc*, wie die Bakterie mit einem älteren Namen oft benannt wird, in den Zuckerfabriken allgemein gefürchtet; heutzutage spielt er jedoch wegen seiner Seltenheit keine weitere Rolle.

Streptococcus acidi lactici Grotenfeldt

gehört zur Gruppe der Milchsäurebakterien. Er ruft Milchsäuregärung in zuckerhaltigen Flüssigkeiten hervor (siehe näher p. 221).

Micrococcus (Hallier) Cohn.

Die Zellen sind kugelig und unbegeisselt. Sie teilen sich nach zwei Richtungen des Raumes. Wenn sie sofort nach der Teilung getrennt werden, entsteht die Wuchsform *Monococcus:* lauter vereinzelte Zellen, die sich jedoch in unregelmässigen traubenförmigen Haufen lagern können, eine Wuchsform, die man gewöhnlich *Staphylococcus* nennt. Trennen sich hingegen die Zellen nicht sofort, so bleiben sie an den Berührungsstellen abgeflacht und bilden allmählich getäfelte Zellverbände, deren Zellen alle in einer Ebene liegen: *Tetracoccus, Merismopedia.*

Endosporenbildung wird bei einzelnen Arten angegeben, ist aber nicht mit Sicherheit nachgewiesen (Keimung der vermuteten Sporen wurde nicht beobachtet).

Digitized by Google

Zur Gattung *Micrococcus* gehört eine sehr grosse Anzahl (2—300) Arten, von denen einige wenige pathogen, die meisten unschädliche Saprophyten sind, die sich allgemein verbreitet in Wasser und Luft vorfinden. Zahlreiche Arten bilden charakteristische Farbstoffe; von diesen gehört die allergrösste Mehrzahl zu den chromoparen Farbstoffbakterien (siehe p. 43 und 205—210), und nur wenige und wirkliche chromophore Arten, z. B. *M.* (*Thiopolycoccus*) *ruber* (Winogradsky), eine Purpurschwefelbakterie, die wie die übrigen Schwefelbakterien jedoch in Wirklichkeit kaum mit den typischen Bakterien verwandt ist; wir stellen sie aber doch vorläufig hierher, da sie dieselben äusseren Formen wie die Gattung *Micrococcus* aufweist und denselben Teilungsmodus besitzt.

A. Pathogene Arten.

Micrococcus Gonorrhoeae (Neisser) Flügge; *Gonococcus*, *Diplococcus Gonorrhoeae*, Gonorrhoe.

Die Wuchsform *Diplococcus* ist für diesen Mikroorganismus sehr charakteristisch. In gefärbten Präparaten von gonorrhoeischem Eiter findet man die Eiterzellen von Gonokokken erfüllt, die sich in der Regel in Teilung befinden oder sich eben geteilt haben; man sieht alsdann die stark abgeflachten, halbkugeligen Tochterzellen neben einander liegen, durch einen deutlichen Spalt gesondert.

Mit allen basischen Anilinfarben färbbar, nicht aber nach Gram, eine Eigenschaft, die eine wichtige diagnostische Rolle spielt, indem andere ähnliche Arten sich nach Gram färben lassen. Nach Claudius nicht färbbar.

Er verursacht die Gonorrhoe und kommt in den gonorrhoeischen Sekreten in grösster Anzahl innerhalb der Eiterzellen vor, die oft von den charakteristischen Diplokokken vollständig erfüllt sind.

M. Gonorrhoeae lässt sich nur schwierig auf künstlichem Substrat züchten; auf Serum-Agar (am besten ist menschliches Serum) gelingt jedoch Züchtung bei Körpertemperatur; nach

Digitized by Google

ungefähr 24 Stunden entwickeln sich alsdann kleine fast farblose (oder schwach braungelbe) tautropfenähnliche Kolonieen.

Micrococcus pyogenes Eitercoccus.

α) **aureus** (Rosenbach) Lehmann & Neumann. *Staphylococcus pyogenes aureus* Rosenbach.

Tritt in der Form von kugeligen fast 1 μ grossen Zellen auf, die gewöhnlich zu unregelmässigen oder traubigen Haufen

Fig. 120. *Micrococcus Gonorrhoeae* (Neisser) Flügge. Gonorrhoeischer Eiter mit Diplokokken, die namentlich in den Eiterzellen gelagert sind. 1200:1. Schematisierte, sehr stark vergrösserte Diplokokken. (Nach Lehmann und Neumann.)

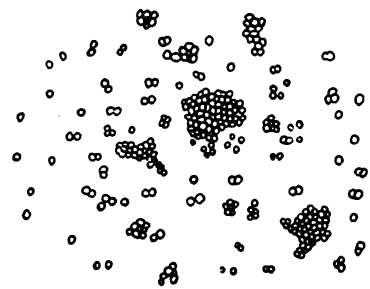


Fig. 121. *Micrococcus pyogenes* (Rosenbach), *Staphylococcus pyogenes aureus*. Zellen aus einer Reinkultur. 1000:1. (Nach Migula.)

gesammelt sind (Wuchsform *Staphylococcus*). Sie werden mit allen üblichen Farbstoffen leicht gefärbt, auch nach Gram und Claudius.

Pathogen sowohl für Menschen und Tiere (jedoch in geringerem Grade für die letzteren). Die Art ist eine der häufigsten Entzündungsbakterien und findet sich so bei den meisten akuten Entzündungen des Bindegewebes (in Furunkeln, Karbunkeln o. s. v.).

Ein fakultativer Anaërobiont. Lässt sich leicht in künstlichen Kulturen züchten, selbst bei gewöhnlicher Zimmertemperatur und auf allen gewöhnlichen Nährböden; charakteristisch ist die Bildung eines goldgelben Farbstoffes, der

Digitized by Google

besonders in Kartoffelkulturen schön hervortritt. Verflüssigt Gelatine.

Micrococcus pyogenes β albus (Rosenbach) und **M. pyogenes γ citreus** (Passet) stehen beide der vorigen Art sehr nahe und sind gewiss als Varietäten derselben anzusehen durch Bildung eines respektiv weissen und citrongelben Farbstoffes charakterisiert. Sie kommen unter ähnlichen Verhältnissen wie *M. pyogenes aureus* vor und besitzen ähnliche pathogene Eigenschaften; ihre Virulenz scheint etwas geringer zu sein.

Fig. 122. *Micrococcus pyogenes* (Rosenbach). Gelatinestichkultur in natürlicher Grösse. (Nach Migula).

Micrococcus intracellularis (Weichselbaum) Migula, *Diplococcus intracellularis meningitidis* Weichselbaum.

Tritt vereinzelt in der Form kugelrunder Zellen, die sich nach zwei Raumrichtungen teilen, auf; sie kommen oft zu zweien oder mehreren zusammen vor und sind alsdann wie die Gonokokken an den Berührungsstellen abgeflacht. Bei Meningitis cerebrospinalis der Menschen gefunden und ist in grösserem oder geringerem Grade für die meisten unserer Versuchstiere pathogen.

Ein fakultativer Anaërobiont, der sich auf mehreren unserer Nährsubstrate (Agar, Glycerin-Agar, Serum-Agar), jedoch nur bei Blutwärme züchten lässt. Eine andere, in morphologischer Beziehung verwandte Art (*M. intracellularis equi* (Johne)) ruft Cerebrospinalmeningitis beim Pferd hervor.

Micrococcus botryogenes Rabe.

Discomyces equi Rivolta, *Micrococcus ascoformans* Johne, *Botryococcus ascoformans* Kitt, *Botryomyces* Bollinger ist Ur-

Digitized by Google

sache des sogenannten Botryomycom (Mycofibrom) beim Pferd und tritt in den Geschwüren in Form von kleinen kaum sandkörnchengrossen traubigen Konglomeraten auf, die an *Actinomyces*-Körner erinnern und aus winzigen Körnchen zusammengesetzt sind, welche von einer Hülle umgeben werden; innerhalb derselben liegen die kugeligen, 1—1,5 μ grossen Zellen. In künstlichen Kulturen fehlt die Hülle, wie auch hier keine traubigen Konglomerate gebildet werden. In Gelatineplattenkulturen bilden sich sehr kleine, kugelige gelbliche Kulturen, die denen der vorigen Art ähnlich sind; in Stichkulturen kommt ein dünner fadenförmiger Wuchs längs dem Impfstich zu stande. Die Kulturen zeichnen sich mitunter durch einen eigentümlichen frischen Geruch aus, der schwach an Erdbeeren erinnert. Die Gelatine wird nur in geringem Grade verflüssigt.

B. Nicht pathogene Arten.

Micrococcus phosphoreus Cohn, (*Photobacterium phosphorescens* Beijerinck, *M. Pflügeri* Ludwig ex p.) ist einer der grössten bekannten Mikrokokken, indem der Durchmesser seiner Zellen 2—3 μ beträgt. Es ist daher ein günstiges Objekt für das Studium des Verlaufs der Teilungsprozesse bei den Mikrokokken.

Die Art gehört zur biologischen Gruppe der Lichtbakterien (Photobakterien, phosphorescierenden Bakterien), die eine grosse Anzahl morphologisch weit verschiedener Bakterien umfasst, welche alle die Fähigkeit besitzen, Licht zu entsenden (siehe p. 199—202). *M. phosphoreus*, eine der am frühesten bekannten Arten von Lichtbakterien, kommt im Meer an unsern Küsten allgemein vor und veranlasst, dass tote Fische (Häringe, Schellfische u. s. w.) oder sogar Fleisch mit einem weisslichen phosphorescierenden Lichte leuchten, wenn sie an einem dunkeln, kühlen Ort aufbewahrt werden.

Züchtbar auf einer Gelatine, die mit einem Fischabguss in Salzwasser zubereitet ist; die Kolonieen vermögen alsdann

Digitized by Google

zu leuchten, doch geht das Leuchtvermögen bei fortgesetzter Züchtung allmählich verloren. Die Gelatinekulturen sind weisslich, die Gelatine wird nicht verflüssigt.

Micrococcus ureae Cohn, *Urococcus*. Zellen vereinzelt oder zu 2 oder 4 zusammenliegend, nie zusammenhängende Ketten bildend; der Durchmesser ungefähr 1 μ. Eine vermeintliche Endosporenbildung ist von Prazmowski beschrieben, ob es sich aber hier um wirkliche, keimfähige Endosporen handelt, ist nicht hinreichend begründet. Die Art gehört zu den Urobakterien, eine biologische Gruppe von morphologisch ungleichartigen Bakterien, die sich in faulendem Harn finden. Sie werden durch das Enzym Urase charakterisiert, welches unter Wasseraufnahme Harnstoff zu kohlensaurem Ammoniak umbildet:

$$CON_2H_4 + 2H_2O = CO_3(NH_4)_2.$$

M. ureae ist eine der gewöhnlichsten Arten und die häufigste Veranlassung zu der ammoniakalischen Harngärung, die überall stattfindet, wo Harn dem Zutritt der Luft ausgesetzt ist (siehe p. 211, 219, 228).

Auf Gelatineplatten wächst er in Form von kleinen, weissen, etwas durchscheinenden Scheiben, die Stearintropfen ähnlich aussehen; verflüssigt die Gelatine nicht.

Überall konstant in faulendem Harn, oft mit der verwandten Art *M. ureae liquefaciens* Flügge, der sich durch Verflüssigung der Gelatine unterscheidet, im übrigen aber der nicht verflüssigenden Art sehr ähnlich ist.

Micrococcus acidi lactici Marpmann

ist eine aërobe Art, die kleine gelblichweisse, glanzlose Kolonieen bildet, welche die Gelatine nicht verflüssigen. Er bewirkt Milchsäuregärung in Milch.

Wie früher erwähnt, gehört eine grosse Anzahl von Pigmentbakterien zur Gattung *Micrococcus*. Gelbe Farbstoffe werden so z. B. von *M. aurantiacus*, *citreus*, *flavus*, *luteus*,

Digitized by Google

sulfureus u. a. gebildet, rote von *M. cinnabarinus*, *roseus*, *scarlatinus* u. a., blaue von *M. cyaneus*, *violaceus* u. a. Eine bedeutende Anzahl dieser Farbstoffbakterien sind in Wasser und Luft allgemein verbreitet und lassen sich leicht aus der Luft in den Laboratorien sammeln (siehe p. 206).

Planococcus Migula.

Die Zellen sind kugelig und mit Geisseln versehen. Wie bei *Micrococcus* teilen sie sich nach zwei Richtungen des Raumes. Die Zellen kommen entweder vereinzelt vor oder als Diplokokken, Tetraden oder viele zusammen in Tafelform (Wuchsform: *Merismopedia*). Durch ihre gewöhnlich langen, welligen Geisseln, die in einer Anzahl von 1—2 der Oberfläche der Zellen entspringen, sind die Arten bewegungsfähig. Endosporenbildung unbekannt. Zur Gattung *Planococcus* gehört nur eine geringe Anzahl (ca. 10) Arten,[1]) von denen keine pathogen ist, oder auf andere Weise irgend eine grössere Bedeutung hat. Ferner stellen wir vorläufig zu dieser Gattung einige Purpurschwefelbakterien (*P.* (*Merismopedia*) *littoralis*), obgleich ihre Verwandtschaft mit den übrigen Arten zweifelhaft ist.

Planococcus citreus (Menge) Migula.

Die Zellen sind ungefähr 1,6 μ gross und können vereinzelt oder verschiedentlich verbunden vorkommen. Sie bewegen sich vermittelst einer sehr langen, welligen Geissel, und nicht nur die freien einzelnen Zellen, sondern auch ganze Zellhaufen sollen lebhafte Schwimmbewegungen ausführen können (Migula). Er bildet einen gelben Farbstoff und ist auf den gewöhnlichen künstlichen Nährboden leicht züchtbar.

[1]) Durch fortgesetzte Untersuchungen über das Bewegungsvermögen der Bakterien wird sich doch wahrscheinlich herausstellen, dass nicht wenige derjenigen Arten, die wir als unbeweglich ansehen und daher zur Gattung *Micrococcus* rechnen, in Wirklichkeit in irgend einem Zeitpunkte ihres Lebens Geisseln besitzen und daher zu *Planococcus* gehören.

Digitized by Google

Planococcus casei Migula wurde in Käse beobachtet.

P. (Merismopedia) littoralis (Oersted) Migula ist eine Purpurschwefelbakterie, die an den Küsten in brackigem Wasser zwischen faulenden Tangen allgemein vorkommt, wo sie oft zur Rotfärbung grosser Strecken beiträgt. Die Zellen sind 1,2 – 2 μ breit und zu Familien von 4, 8, 16, 32, 64, 128, 256 Individuen vereinigt. Sie enthalten stark lichtbrechende Schwefelkörnchen, die im schwach gefärbten Plasma dicht zusammengepresst sind. In den getäfelten Merismopedien sind die Zellen ruhend (unbeweglich), sie besitzen aber die Fähigkeit sich loszureissen und davon zu schwärmen. Möglicherweise ist diese Art, die erst von Oersted 1841 gefunden wurde, mit der später von Winogradsky beschriebenen *Thiopedia rosea* identisch, deren Zellen ähnlich zur *Merismopedia*-Form verbunden sind.

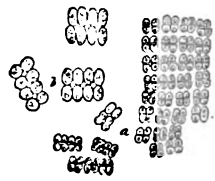


Fig. 123. *Planococcus* (*Merismopedia*) *littoralis* (Oersted). 660:1. (Nach Warming.)

Sarcina Goodsir.

Zellen vereinzelt kugelig. Die Teilungen geschehen nach drei auf einander senkrechten Richtungen des Raumes. Nach den Teilungen bleiben die Zellen in der Regel zusammenhängend, und dabei können die charakteristischen, paketähnlichen Zellverbände entstehen, an denen die Gattung leicht erkennbar ist (Wuchsform *Sarcina*). Die Zellen sind unbegeisselt und daher stets unbeweglich. Endosporenbildung nicht mit Sicherheit bekannt. Eine grosse Anzahl von Arten (über fünfzig) sind von dieser Gattung bekannt; nur wenige sind pathogen. Viele Arten bilden Farbstoffe, und sowohl chromopare als auch chromophore Arten gehören hierher.

Digitized by Google

Sarcina ventriculi Goodsir

ist eine der am längsten bekannten Arten; sie wurde zuerst von Goodsir im Mageninhalt beim Menschen gefunden. Sie bildet rundliche 2,5 μ grosse Zellen, die zu typischen *Sarcina*-Paketen gesammelt sind. In künstlichen Kulturen ist die Paketbildung schwer zu erlangen; doch gelingt dies, wenn die Art in Heuabguss gezüchtet wird, wogegen auf festen Substraten nur Diplokokken oder Tetrakokken gebildet werden.

S. ventriculi findet sich nicht selten im Mageninhalt beim Menschen; sie scheint keine pathogene Bedeutung zu besitzen.

Auf den gewöhnlichen Substraten züchtbar, wo die Kolonieen nichts besonders Charakteristisches darbieten; verflüssigt die Gelatine nicht.

Sarcina tetragena (Gaffky) Migula, *Micrococcus tetragenus* Gaffky.

Bildet kugelige, im Durchmesser 0,7—1 μ grosse Zellen. die im allgemeinen zu Tetraden geordnet sind,

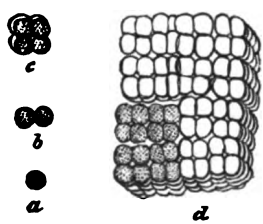


Fig. 124. *Sarcina ventriculi* Goodsir. (Nach Zopf.)

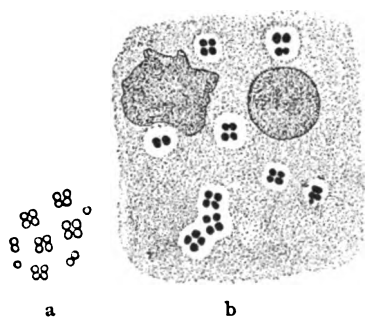


Fig. 125. *Sarcina tetragena* (Gaffky) Migula, (*Micrococcus tetragenus* Gaffky). 1000:1. a. Zellen ohne Kapsel, aus einer Reinkultur (nach Alfr. Fischer), b. Zellen mit Kapsel, in Gewebssaft. (Nach Migula.)

weshalb man gewöhnlich die Art *Micrococcus tetragenus* benennt. Lehmann und Neumann sowie Migula haben jedoch gezeigt, dass sie auch (sowohl in Kulturen als im lebenden Organismus) typische *Sarcina*-Ballen mit Zellteilungen nach allen drei

Digitized by Google

Raumrichtungen bildet, sodass sie unzweifelhaft zur Gattung *Sarcina* gehören muss. Sie zeichnet sich durch dicke Gallertkapseln aus, die sehr deutlich hervortreten, wenn die Bakterien in Schnitten gefärbt werden; dieselben kommen jedoch nur im lebenden Organismus und nicht in künstlichen Kulturen zu stande. Die Zellen werden mit den gewöhnlichen Farbstoffen, auch nach Gram und Claudius gefärbt.

Die Art ist in tuberkulösen Lungenkavernen und in Abscessen gefunden; sie kommt auch im Sputum gesunder Menschen vor. Sie ist für Meerschweinchen und weisse Mäuse pathogen; in besonders ausgeprägtem Grade für die letzteren. Wächst auf allen Substraten, schon bei Zimmertemperatur; verflüssigt die Gelatine nicht.

Sarcina pulmonum Virchow

wurde bei gewissen Lungenerkrankungen in Menge gefunden (Virchow) ohne dass ihre Pathogenität hinreichend nachgewiesen ist; hin und wieder ist sie auch bei gesunden Individuen anzutreffen. Runde 1—1,5 μ grosse Kokken, die zu Tetraden oder *Sarcina*-Ballen gesammelt sind und die nach Hauser widerstandsfähige Endosporen sollen bilden können, deren Keimung jedoch nicht beobachtet wurde. Wächst auf den verschiedenen künstlichen Substraten, ohne die Gelatine zu verflüssigen.

Sarcina aurantica, citrea, lutea, flava bilden jede einen gelben, **S. rosacea** einen roten Farbstoff (s. p. 206). Sie finden sich alle im Luftstaube, aus dem sie sich züchten lassen.

Sarcina (**Thiosarcina**) **rosea** (Schröter) (Winogradsky) gehört zu den Purpurschwefelbakterien, während ihre Verwandtschaft mit den typischen Sarcinen problematisch ist. Sie bildet kleine Paketchen von 2—2,5 μ breiten Zellen, die Schwefelkörnchen enthalten und von Bakteriopurpurin rot gefärbt sind (siehe p. 43—44); sie ist also im Gegensatz zu den früher erwähnten pigmentbildenden Sarcinen eine echte chromophore Art kommt in Sumpfwasser vor.

Digitized by Google

Planosarcina Migula.

Die einzelnen Zellen sind kugelig. Die Teilungen vollziehen sich nach drei aufeinander senkrechten Raumrichtungen. In der Regel treten die Zellen in der Form von Diplo- oder Tetrakokken, oder auch, aber seltener, in Paketen (Warenballenform) auf und sind in diesem Falle an den Berührungsflächen abgeflacht. Die Zellen sind beweglich und begeisselt; die Geisseln entspringen in einer Anzahl von einer bis mehreren der Oberfläche der einzelnen Zellen.[1]) Endosporenbildung nicht mit Sicherheit bekannt (siehe jedoch *P. ureae*). Nur wenige Arten, und darunter keine pathogenen, sind bisher aus dieser Gattung bekannt geworden, zu der wir auch vorläufig einige kugelige rote Schwefelbakterien rechnen; dieselben haben gewisse Merkmale mit den typischen Arten gemein, sind aber wahrscheinlich in Wirklichkeit nicht mit diesen nahe verwandt.

Planosarcina agilis (Ali-Cohen) Migula.

Zellen durchschnittlich 1 μ dick, gewöhnlich einzeln resp. 2 oder 4 zusammen, seltener in typischen *Sarcina*-Paketen. Die Geisseln sind sehr lang (bis zu dem Zehnfachen des Zelldurchmessers). Bildet einen dunkel-rosa Farbstoff.

Planosarcina mobilis (Maurea) Migula.

Zellen durchschnittlich 1,4 μ im Durchmesser, gewöhnlich 2 oder 4 zusammen, seltener mehrere in typischen Paketen. Die Geisseln sind bedeutend kürzer als bei *P. agilis* (ca. 3 mal so lang als der Zelldurchmesser).

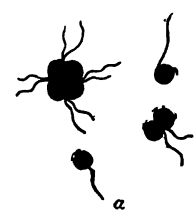


Fig. 126. *Planosarcina mobilis* (Maurea) Migula. Geisselfärbung nach Löffler. 1000:1. (Nach Migula.)

[1]) Ob sie einem einzelnen Punkte der Zelle entspringen, oder ob sie diffus sind, weiss man nicht genau. Vielleicht verhalten sich die einzelnen Arten hier verschiedentlich.

Digitized by Google

Planosarcina ureae Beijerinck.

Zellen am häufigsten zu Paketen geordnet (4 bis 8 bis mehrere), Diameter 0,7—1,3 μ, vermittelst mehrerer langer Geisseln lebhaft beweglich. Kugelige 0,6 μ breite Sporen werden von Beijerinck abgebildet, die Keimung ist jedoch nicht beobachtet. *P. ureae* gehört zu den Urobakterien (siehe *M. ureae* p. 286) und vermag durch das Enzym Urase unter Wasseraufnahme Harnstoff zu kohlensaurem Ammoniak umzubilden, jedoch im Verhältnis zu anderen Urobakterien in recht geringem Grade. Auf künstlichen Substraten leicht züchtbar.

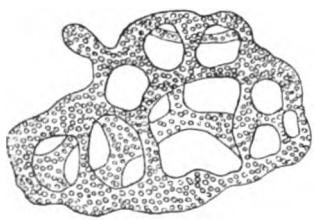
P. (Thiocystis) violacea (Winogradsky) Migula

ist eine Purpurschwefelbakterie mit 2,7—5,2 μ breiten Zellen, die entweder vereinzelt oder in Haufen innerhalb einer Gallertscheide vorkommen. Aus diesem Haufen vermögen die einzelnen Zellen sich abzulösen und mittelst zwei langer Geisseln davonzuschwärmen. Der Zellinhalt ist hell rötlich-violett und schliesst Schwefelkörnchen ein, wie die kleinere verwandte Art *P. (Thiocystis) rufa* (Winogradsky), deren Zellen einen Durchmesser von nur 1 μ besitzen.

Clathrococcus nom. nov.

Syn. *Clathrocystis* Cohn ex p.

Die einzelnen Zellen sind kugelig oder durch den Druck der sie umgebenden etwas eckig. Die Teilungen geschehen erst nach drei Raumrichtungen, später nur nach zwei, und aus den anfangs soliden Zellverbänden geht daher eine hohlkugelige Wuchsform hervor mit zuletzt netzförmig durchbrochener Wand. Die Zellen sind anfangs unbeweglich, all-



Fg. 127. *Clathrococcus roseo-persicinus* (Cohn), *Clathrocystis roseo-persicina* Cohn, 250:1. (Nach Zopf.)

Digitized by Google

mählich aber lösen sie sich gruppenweise ab und schwärmen mittelst Geisseln davon.

Clathrococcus roseo-persicinus (Cohn)

ist eine Purpurschwefelbakterie mit 2 μ grossen, kugeligen, rotvioletten Zellen, die lichtbrechende Schwefelkörnchen enthalten. Sie gehört zu den gewöhnlichsten Bakterien, sowohl in süssem Wasser als im Brachwasser an unseren Küsten zwischen faulenden Tangen vorkommend, wo sie durch ihre Menge oft grosse Strecken rot färbt.

2. Familie **Bacteriaceae** Stäbchenbakterien.

Die Zellen sind cylindrisch, kürzer oder länger stabförmig und gerade. Die Zellteilungen vollziehen sich nur nach einer Richtung des Raumes, nämlich senkrecht zur Längsachse des Stäbchens, und vor der Teilung strecken sich die Zellen in der Richtung der Längsachse (siehe p. 47 und 48). Nach der Teilung können die Zellen entweder sofort getrennt werden oder zusammenhängend bleiben, sodass hierdurch fadenförmige Zellverbände (Wuchsform *Leptothrix*) entstehen. Einige Arten entbehren der Geisseln und sind daher stets unbeweglich (Gattung *Bacterium*); andere besitzen solche und damit auch Bewegungsvermögen. Die Geisseln sind alsdann entweder diffus über den ganzen Bakterienkörper verbreitet (Gattung *Bacillus*) oder auf die Pole der Zellen beschränkt (Gattung *Pseudomonas*). Endosporenbildung bei vielen Arten mit Sicherheit bekannt. Form, Bildungsweise und Keimung der Sporen sind oft charakteristisch und spielen bei der Artunterscheidung eine grosse Rolle; in Bezug auf die näheren Umstände hierbei siehe § 5.

Fig. 128. Schema der Zellteilung bei einer Stabbakterie. Die Zellen strecken sich vor der Teilung der Länge nach. (Nach Migula.)

Digitized by Google

Bacterium Ehrenberg, Migula.

Die Zellen sind cylindrisch, stabförmig, frei oder zu Fäden verbunden. Geisseln fehlen stets, und diese Arten sind daher zu keiner Zeit ihres Lebens beweglich. Endosporenbildung bei vielen bekannt. Zur Gattung *Bacterium* gehört eine sehr grosse Anzahl (über 300) Arten, von denen viele pathogen sind.

A. Pathogene Arten.

Bacterium Anthracis (Davaine, Koch et Cohn) Migula. *Milzbrand.*

Die Zellen sind stäbchenförmig, mit einer Länge von 5 bis 10 μ, einer Breite von 1—1,5 μ. Im Wirtorganismus treten

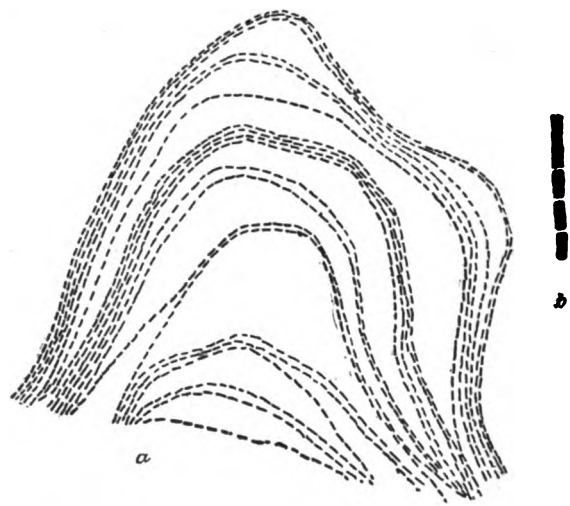


Fig. 129. *Bacterium Anthracis* (Davaine, Koch et Cohn) Migula. Gefärbte Zellen aus einer Reinkultur, a. 100:1, b. 1000:1. (Nach Migula.)

die Zellen vereinzelt oder höchstens wenige zusammen auf, wogegen sie in künstlichen Kulturen oft zu vielgliedrigen Fäden herauswachsen. Die Enden der Zellen sind am häufig-

Digitized by Google

sten abgestutzt oder in gefärbten Präparaten sogar ausgerandet. Kapselbildungen lassen sich in der Regel in Präparaten von Blut oder Gewebssaft des Wirtorganismus nachweisen, während sie bei Individuen, die auf den gewöhnlichen, künstlichen Substraten gezüchtet werden, fehlen. Die Zellen von *Bacterium Anthracis* sind mit den üblichen Farbstoffen leicht tingierbar, so auch nach Gram und Claudius

Unter bestimmten Bedingungen (reichlicher Sauerstoffzufuhr und innerhalb gewisser Temperaturintervallen, Optimum ca. 30 °) bilden die Milzbrandbakterien Sporen, indem die Zellen zu langen, vielgliedrigen Fäden herauswachsen; in jeder Zelle entwickelt sich eine eiförmige, lichtbrechende Spore ohne Anschwellung der Mutterzelle. Die Sporenbildung findet nur in künstlichen Kulturen, nicht im lebenden Organismus statt. Aus gewöhnlichen sporenbildenden Milzbrandkulturen kann durch Einwirkung verschiedener äusserer Faktoren (Zusatz von Karbolsäure oder Kaliumbichromat, anhaltende Züchtung bei einer Temperatur von 42 °) eine asporogene Rasse entstehen (Roux, Chamberland, Phisalix, siehe p. 82). Die Keimung der Sporen ist polar, gewöhnlich aber wird die Sporenmembran so früh resorbiert, dass dieses Verhältnis nur schwer beobachtet werden kann.

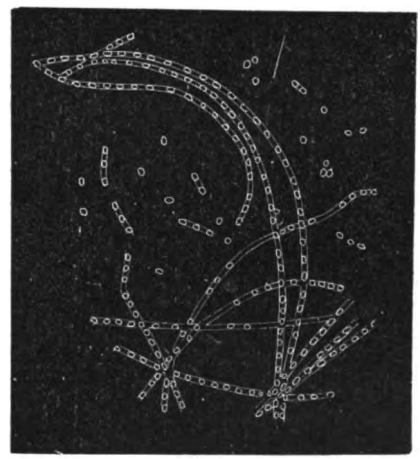


Fig. 130. *Bacterium Anthracis* (Davaine, Koch et Cohn) Migula. Sporenbildende Fäden. 650:1. (Nach Koch.)

Bacterium Anthracis erzeugt Milzbrand und ist für Menschen und die meisten warmblütigen Tiere pathogen; be-

Digitized by Google

sonders empfindlich dagegen sind Rindvieh und Nager. Es hat grosses geschichtliches Interesse, insofern als es die erste Bakterienart ist, deren pathogene Bedeutung für den Menschen festgestellt wurde. 1849 wurde sie fast gleichzeitig von Brauell und Pollender beobachtet. Davaine hob es fast über allen Zweifel, dass der von ihm bei Milzbrandkranken gefundene stäbchenförmige Organismus eine Bakterie und die Ursache des Milzbrandes war. Sie ist die erste pathogene Bakterie, die ausserhalb des tierischen Organismus gezüchtet wurde, nämlich schon 1876 von R. Koch, welcher Kulturen derselben auf einen aus Humor aqueus bestehenden Nährboden anlegte. Später züchtete sie Pasteur nach einem grösseren Massstabe in alkalischem Harn.

Aus gewöhnlichen virulenten Milzbrandkulturen gelang es Pasteur durch Züchtung bei hohen Temperaturen (42—43 °) eine wenig virulente oder avirulente Rasse hervorzurufen und durch Einimpfung solcher geschwächten Bakterien die für Milzbrand empfänglichen Tiere gegen diese Krankheit zu immunisieren, ein Erfolg, der eine nicht geringe praktische Bedeutung erlangt hat. Die so geschwächte Milzbrandbakterien ist indes nicht konstant avirulent, sondern gewinnt bei passender Behandlung ihre virulenten Eigenschaften wieder, (siehe p. 248).

Bacterium Anthracis ist ein fakultativer Anaërobiont, leicht züchtbar auf allen unseren gewöhnlichen künstlichen Substraten, schon bei gewöhnlicher Zimmertemperatur (Minimum 12 °, Optimum 37 °, Maximum 43—45 °). Am meisten charakteristisch sind Stichkulturen in Gelatine und Plattenkulturen auf Agar oder Gelatine. In Gelatinestichkulturen (Fig. 131) entwickeln sich horizontal vom Impfstich aus zahlreiche feine, haarförmige Fortsätze, die abwärts gegen den Boden des Glases an Länge abnehmen (sie sind nahe an der Oberfläche, wo Zugang von Sauerstoff ist, am längsten). Nach und nach wird die Gelatine verflüssigt.

In Plattenkulturen auf Agar oder Gelatine entstehen nach dem Verlauf einiger Tage grauweisse Kolonieen, die aus

Digitized by Google

zahlreichen welligen Locken bestehen; dieselben sind in der Mitte wirr durcheinander geflochten, gegen die Peripherie aber zu welligen Locken oder Schöpfen locker vereinigt und ver-

Fig 131. *Bacterium Anthracis* (Davaine, Koch et Cohn) Migula. Gelatinestichkultur in natürlicher Grösse. (Nach Migula.)

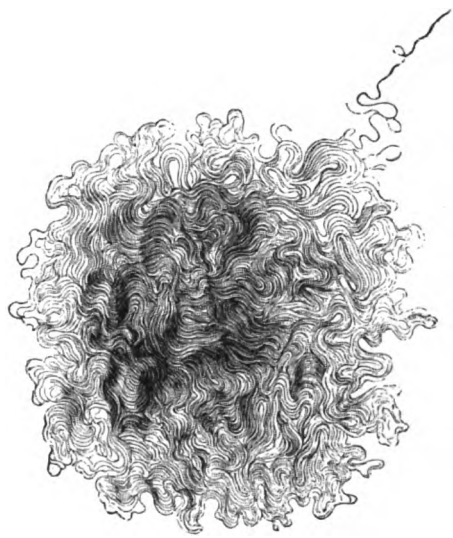


Fig. 132. *Bacterium Anthracis* (Davaine, Koch et Cohn) Migula. Plattenkultur auf Gelatineoberfläche („Lockenkopfkolonie"). 80:1. (Nach Flügge.)

leihen den Kolonieen ein sehr charakteristisches, leicht erkennbares Aussehen („Lockenkopfkolonien").

Auch in Bouillonkulturen zeigt die Milzbrandbakterie ein charakteristisches Wachstum; hier entstehen nämlich wattenähnliche Kolonieen, die sich in der übrigens klaren (nicht wie sonst oft trüben) Flüssigkeit schwebend halten.

Auf Kartoffelscheiben entsteht eine dichte matte,

Digitized by Google

weissliche Vegetation; Involutionsformen, die aus birnförmigen oder kugeligen, angeschwollenen Gliedern bestehen, kommen sehr leicht in Kartoffelkulturen zu stande.

Ausser als Parasit im lebenden Organismus, wo es nie Sporen entwickelt, kommt *Bacterium Anthracis* wahrscheinlich als Saprophyt in der freien Natur vor.

Bacterium pneumoniae (Klebs, Fraenkel, Weichselbaum) Migula, *Diplococcus pneumoniae*, *Diplococcus* (*Pneumococcus*) *Fraenkelii*, *Streptococcus lanceolatus Pasteuri.*

Die Zellen kommen gewöhnlich zu zweien in *Diplococcus*-Form vor, seltener vereinzelt oder zu längeren Ketten verbunden. Freie Zellen sind oval oder eiförmig; wenn sie zu zweien zusammenhängen, sind sie kürzer, fast *Coccus*-ähnlich; ihre freien Enden sind mehr oder weniger deutlich lanzettförmig zugespitzt, was der Art ein sehr charakteristisches Aussehen verleiht. Im lebenden Organismus sind die Zellen von einer deutlichen, scharf abgegrenzten Kapsel umgeben, die in künstlichen Kulturen fehlt (vgl. Fig. 133 a und b). Während die Bakterien leicht gefärbt werden, auch nach Gram und Claudius, nimmt die Kapsel nur schwer Farbstoffe auf.

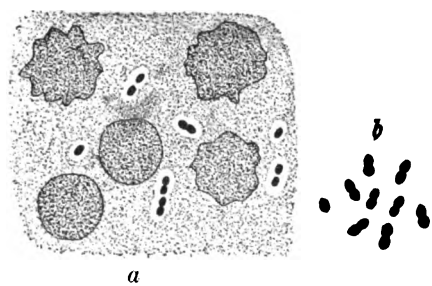


Fig. 133. *Bacterium pneumoniae* (Klebs, Fraenkel, Weichselbaum) Migula. Gefärbte Zellen, a. Sputumpräparat (Kapsel deutlich), b. aus einer Reinkultur (Kapsel fehlt). 1000:1. (Nach Migula.)

Sporenbildung izt bei *B. pneumoniae* unbekannt.

B. pneumoniae ist die häufigste Ursache der croupösen Pneumonie, findet sich aber auch sowohl bei anderen Formen von Pneumonie (und bei Komplikationen davon) als auch bei Krankheiten in anderen Geweben und Organen, die von Pneu-

Digitized by Google

monie unabhängig sind (z. B. Septichämieen). Es kommt in Menge im rubiginösen Expektorat der Pneumoniker vor, aber auch oft in der Mundhöhle und in den Luftwegen bei gesunden Menschen. *B. pneumoniae* ist auch pathogen für eine bedeutende Anzahl unserer Versuchstiere (in besonderem Grade für Mäuse und Kaninchen).

Ein fakultativer Anaërobiont; Züchtung gelingt (gewöhnlich erst bei Temperaturen über 24°, am besten bei Blutwärme) auf den meisten unserer künstlichen Substrate, der Wuchs ist aber nie üppig, und die Kulturen verlieren leicht die Virulenz. In Plattenkulturen auf Gelatine entstehen winzige, graue, feingekörnelte Kolonieen, auf Agar kaum sichtbare wasserhelle Tropfen. In Stichkulturen entstehen längs dem Impfstich kleine weissliche Körnchen ungefähr wie bei *Streptococcus pyogenes*. Auf Kartoffeln findet so gut wie kein Wachstum statt.

Fig. 134. *Bacterium pneumonicum* (Friedländer). Gelatinestichkultur, 8 Tage alt. Natürliche Grösse. („Nagelkultur"). (Nach Lehmann & Neumann kopiert.)

Bacterium peumonicum (Friedländer) Migula. *Pneumoniecoccus* Friedländer, *Pneumobacillus Friedländeri*.

Bildet Stäbchen sehr verschiedener Länge, bisweilen sind sie so kurz, dass sie Kokken ähneln, zuweilen 4—5 mal so lang als breit. Die Enden sind abgerundet. Eine deutliche Kapsel ist vorhanden, sowohl im lebenden Organismus als auch in künstlichen Kulturen. Die Bakterien werden leicht mit den gewöhnlichen Anilinfarbstoffen gefärbt, nach Gram und Claudius aber entfärbt. Sporenbildung ist unbekannt.

B. pneumonicum ist in gewissen Fällen als Erreger der Pneumonie des Menschen nachgewiesen, wie auch mehrere andere

Digitized by Google

Krankheiten durch dasselbe verursacht werden. Es ist pathogen für die Mehrzahl unserer Versuchstiere.

Ein fakultativer Anaërobiont, auf allen üblichen Substraten schon bei gewöhnlicher Zimmertemperatur züchtbar. Stichkulturen in Gelatine sind besonders charakteristisch: An der Oberfläche über der Mündung des Impfstichs entsteht eine weisse, glänzende knopfartige Erhöhung, während sich längs dem Kanal zahlreiche weisse Kügelchen bilden, die zu einem Strang zusammenfliessen (nagelförmige Kultur, siehe Fig. 134). In älteren Kulturen werden die oberflächlichen Schichten der Gelatine allmählich braun gefärbt.

Bacterium tuberculosis (Koch) Migula, *Bacillus tuberculosis* Koch, Tuberkulose.

Tritt in dünnen, schlanken Stäbchen von einer Länge von 2—6 μ und einer Breite von ca. 0,5 μ auf. Sie sind sehr oft

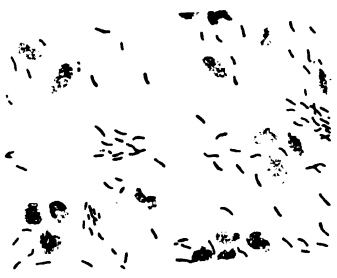


Fig. 135. *Bacterium tuberculosis* (Koch).
Sputumpräparat, nach der Methode Ziehl-Neelsen gefärbt. 400:1. (Nach Ziegler.)

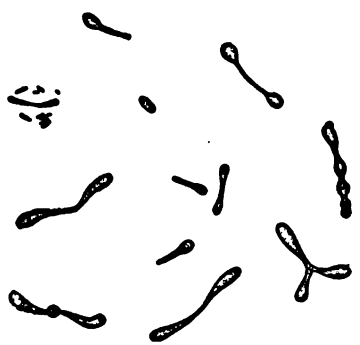


Fig. 136. *Bacterium tuberculosis* (Koch).
Involutionsformen (Riesenformen) geschwollene und verzweigte Formen) aus einer 2 Monate alten Kultur in Glycerinbouillon bei 37°. 500:1. (Nach Straus.)

an der Mitte leicht gebogen oder fast wie geknickt. In gefärbten Stäbchen findet man oft einige hellere Flecken, die man als Sporen angesehen hat; dies ist jedoch nicht der Fall; die hellen ungefärbten Flecken entstehen durch Vaku-

Digitized by Google

olenbildung im Zellinhalt (siehe Fig. 35), Sporen sind bisher unbekannt. Die Zellen der Tuberkelbakterien enthalten eine bedeutende Menge Fett.

B. tuberculosis tritt hin und wieder von den vorigen in ganz abweichender Gestalt auf, nämlich als unregelmässig verzweigte Fäden mit angeschwollenen Enden. Aus diesem Grunde haben mehrere Verfasser (Lehmann & Neumann u. a.) die gewöhnlichen bakterienähnlichen Formen von *B. tuberculosis* als unvollständige Entwickelungsglieder von mycelbildenden Pilzen [1]) aufgefasst (*Mycobacterium tuberculosis*) Hierzu dürfte jedoch, wenigstens vorläufig, kein genügender Grund vorhanden sein (siehe auch p. 84 Anm. 2), da die genannten abweichenden Formen ungezwungen sich unter die Involutionsformen einordnen lassen, besonders da sie nur unter ungünstigen Verhältnissen, namentlich in älteren Kulturen zu entstehen scheinen, denn wie p. 83 erörtert, sind unregelmässig verzweigte Involutionsformen ja bei vielen Bakterien überaus allgemein. Von anderen abweichenden Formen, unter denen die Tuberkelbakterien auftreten können, mögen Zwergformen und keulenförmig angeschwollene Riesenformen genannt werden.

Fig. 137. *Bacterium tuberculosis* (Koch). Verzweigte Formen. (Nach Hayo-Bruns.)

Das Färbungsverhalten der Tuberkelbakterien ist sehr charakteristisch und spielt eine grosse diagnostische Rolle. Die Bakterien verhalten sich nämlich in dieser Beziehung wie Sporen, d. h. sie werden nur schwierig gefärbt, dafür aber halten sie den einmal aufgenommenen Farbstoff sehr energisch fort, selbst bei Behandlung mit Mineralsäuren; sie sind also säurefest. Hierauf basiert [2]) die sogenannte

---

[1]) In neuester Zeit hat man sogar Zygosporen und Stylosporen zu finden gemeint und auf Grund dieser Ergebnisse behauptet, dass der Tuberkuloseerreger ein zu den Zygomyceten, und zwar zu den *Chaetocladiaceen* gehöriger Pilz sei (Droba), eine Ansicht die jedoch in hohem Grade der näheren Bestätigung bedarf.

[2]) Näheres siehe in den Lehrbüchern der bakteriologischen Technik.

Digitized by Google

Ziehl-Neelsen'sche Färbung von Tuberkelbakterien. Das Präparat, in dem man Tuberkelbakterien nachzuweisen wünscht (z. B. Sputum, Gewebssaft oder Schnitte von tuberkulösen Geweben), wird zuerst mit heissem, starkem Karbolfuchsin behandelt, darauf ein paar Sekunden mit 25 prozentiger Schwefelsäure entfärbt und mit 60 prozentigem Alkohol abgespült; durch dies Verfahren werden die meisten anderen Bakterien gerade wie die Tuberkelbakterien entfärbt; man kann dann später mit Methylenblau nachfärben, und die rotgefärbten Tuberkelbakterien treten alsdann auf dem blauen Hintergrunde scharf hervor; andere Bakterienarten, die im Präparat enthalten waren und die durch die Säurebehandlung entfärbt wurden, werden dann ebenfalls blau gefärbt.

Diese Karbolfuchsinfärbung mit nachfolgender Entfärbung spielt, wie gesagt, eine grosse diagnostische Rolle, denn ausser der Tuberkelbakterie kennt man nur wenige Bakterien, die nicht entfärbt werden, nämlich die Aussatzbakterie, *Bacterium leprae*, und vereinzelte andere Arten, z. B. die sogenannte Timothee-Bakterie (*Bacterium phlei*), die auf dem Timothee-Gras gefunden worden ist, sowie einige andere in Fäces, Milch oder dgl. gefundene Formen.

B. tuberculosis ist Erreger der Tuberkulose in ihren verschiedenen Formen und ist ausser für den Menschen auch für die meisten Säugetiere pathogen (in besonderem Grade für das Rindvieh und die Affen); ferner sollen Papageien sehr empfindlich sein.

Aërobiont mit Optimum bei 37—39°, Minimum bei 29°, Maximum bei 41—42°.

Ausserhalb des tierischen Organismus wurde die Tuberkelbakterie erst von R. Koch gezüchtet, nämlich auf Serum, wo sie jedoch sehr langsam wächst, wie auf den anderen üblichen Nährböden. Ein Zusatz von Glycerin macht indes die gewöhnlichen Substrate, die sonst schlechte Nährböden sind, für das Wachstum der Tuberkelbakterien besser geeignet.

Auf Glycerin-Serum und Glycerin-Agar entwickeln sich nach 2—3 Wochen Aufenthalt bei der Optimal-

Digitized by Google

temperatur kleine, trockene, graue, schuppenförmige Kolonieen. Auf Glycerin-Bouillon breitet sich die Tuberkelbakterie im Laufe von 2—6 Wochen als ein trockenes, runzeliges Häutchen über die Oberfläche aus.

Die Tuberkelbakterie geht schwer von parasitärer zur saprophytischen Lebensweise über, und es ist daher mit Schwierigkeiten verbunden, dieselben aus erkrankten Tieren und Menschen zu züchten. Ein hierzu geeigneter Nährboden ist z. B. Kartoffeln mit Glycerin angefeuchtet. Hat man erst die Bakterie in den künstlichen Kulturen zum Wachsen gebracht, lässt sie sich leicht als Saprophyt weiter züchten.

Die Tuberkelbakterie ist gegen Eintrocknen sehr widerstandsfähig; so kann sie im Luftstaube 3—4 Monate lang ihre Lebensfähigkeit bewahren; auch gegen Kälte ist sie sehr resistent, wogegen das direkte Sonnenlicht sie bald tötet.

Aus Kulturen von *B. tuberculosis* in Serum stellte Koch einen in Wasser löslichen toxischen Stoff durch Eindampfung und Filtrierung der Kulturen her. Das Resultat ist eine bräunliche Flüssigkeit (Tuberkulin siehe p. 240 [1])). Nach subkutaner Injektion desselben in tuberkulöse Tiere und Menschen reagieren diese mit Fieber und verschiedenen anderen Symptomen, wogegen die Wirkung bei gesunden Individuen weit geringer ist. Daher wird das Tuberkulin als diagnostisches Mittel in der Veterinärmedizin angewandt. (Ursprünglich meinte Koch, dass sein Tuberkulin nicht nur die Tuberkulose diagnostizieren, sondern auch gegen dieselbe immunisieren und sie sogar heilen könnte, was sich jedoch als übertrieben erwiesen hat, abgesehen davon, dass Injektionen vom Tuberkulin mitunter eine sequestrierende Entzündung um die tuberkulösen Herde bewirken kann.)

Bacterium tuberculosis avium (Maffucci) Migula, *Vogeltuberkulose, Hühnertuberkulose.*

Ist der vorigen Art in hohem Grade ähnlich und kann morphologisch kaum von derselben unterschieden werden.

[1]) Oder Alt-Tuberkulin im Gegensatz zu Neutuberkulin, eine milchige Flüssigkeit, die später von Koch durch Quetschung und Zerreibung von Tuberkelbakterien, Aufschlemmung in Wasser und wiederholte Centrifugierung hergestellt wurde.

Digitized by Google

Viele Verfasser sehen dieselbe daher nur als eine Varietät der Säugetiertuberkulose an, der sie auch in ihren Färbungsverhältnissen gleicht. Verzweigte Fadenformen sind bei der Hühnertuberkulose noch gewöhnlicher und werden selbst in jüngeren Kulturen gebildet.

Die Art ist für Hühner und andere Vögel ausserordentlich virulent (Gegensatz zu *B. tuberculosis*), während die Säugetiere in weit geringerem Grade empfindlich sind.

Die Vogeltuberkulose ist bedeutend leichter auf künstlichem Nährboden züchtbar als *B. tuberculosis*. In den Kulturen unterscheidet sie sich dadurch, dass sie mehr feucht wächst, z. B. auf Glycerin-Agar, wo *B. tuberculosis* in Form von trockenen Schuppen wächst).

Ausser *B. tuberculosis* und *B. tuberculosis avium* finden sich verschiedene andere Bakterien, die bei Nagern und anderen Tieren die Ursache von Tuberkulose- ähnlichen Krankheiten sind, die man unter dem Namen Pseudotuberkulose zusammenfasst; so z. B. *Bacterium pseudotuberculosis* (Pfeiffer) Migula = *Streptobacillus pseudotuberculosis rodentium* Preisz u. a. m.; von den echten Tuberkelbakterien werden diese Arten u. a. leicht dadurch unterschieden, dass sie nach der Methode Ziehl-Neelsen entfärbt werden.

Bacterium leprae (Arm. Hansen) Migula, *Aussatz*, *Lepra*.

Ist den Tuberkelbakterien sehr ähnlich, sowohl morphologisch (Verzweigungen sind jedoch nicht bekannt) als im Verhalten Farbstoffen gegenüber (siehe *B. tuberculosis*), und Leprabakterien, die nach dem Verfahren Ziehl-Neelsen gefärbt sind, halten den Farbstoff bei der Behandlung mit Mineralsäuren in noch höherem Grade fest als *B. tuberculosis*. Dagegen unterscheiden sie sich von dieser Art dadurch, dass sie sehr leicht, schon in wässerigen Lösungen von Methylenblau und Fuchsin färbbar sind; sie werden nach Claudius schön gefärbt. Sporenbildung ist unbekannt.

B. leprae ist ohne Zweifel Erreger des Aussatzes, einer für den Menschen besonderen Krankheit. Es ist nicht ge-

Digitized by Google

lungen, diese Art in künstlichen Kulturen zu züchten, wie auch die Übertragung der Krankheiten durch Einimpfungen kein Resultat ergeben hat.

Bacterium syphilidis (Lustgarten) Migula
gleicht in mehreren Beziehungen den Tuberkel- und Leprabakterien. Es ist in syphilitischen Produkten gefunden worden, aber seine Rolle als Syphiliskontagium ist sehr problematisch. Züchtung desselben gelang noch nicht.

Bacterium diphtheriae (Klebs, Löffler) Migula, *Diphtherie.*

Bildet Stäbchen von 0,5—0,8 μ Dicke und von sehr variierender Länge, mit abgerundeten Enden. Die kürzeren Stäbchen sind in der Regel gerade und überall annähernd gleich dick; dagegen sind die längeren (älteren) oft leicht gebogen und besitzen keulenförmig angeschwollene Enden. Die Lagerung der Zellen ist charakteristisch, indem die Stäbchen oft einander verschiedentlich kreuzen (siehe Fig. 138).

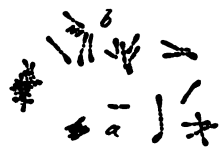


Fig. 138. *Bacterium diphtheriae* (Klebs, Löffler). Gefärbte Zellen aus einer Reinkultur. 730:1. (Nach Weichselbaum.)

Fig. 139. *Bacterium diphtheriae* (Klebs, Löffler). Unregelmässig geschwollene und verzweigte Formen. 200:1. (Nach Bernheim und Folger.)

Färbt man Diphtheriebakterien, so erscheinen die Stäbchen wie gegliedert oder gegürtelt, indem vereinzelte Partieen des Inhalts stärker als andere gefärbt werden (siehe p. 27). Mitunter sind die Stäbchen in der Mitte geschwollen, und bisweilen können sogar in künstlichen Kulturen unregelmässige Verzweigungen (Fig. 139) entstehen, ähnlich wie wir sie bei der Tuberkulose kennen, und man hat daher auch hier die Vermutung ausgesprochen, dass die Diphtheriebakterie in Wirklichkeit ein mycelbildender Pilz (*Corynebacterium*

Digitized by Google

diphtheriae Lehmann & Neumann) und keine Bakterie sei. Hierüber gilt dasselbe, was bei der Besprechung der verzweigten Formen der Tuberkulose gesagt wurde, und ohne dass die Frage als entschieden betrachtet werden darf, soll nur hervorgehoben werden, dass die Diphtheriekulturen in besonders hohem Grade zur Bildung von Involutionsformen geneigt sind, und unter diesen sind ja eben unregelmässige Verzweigungen bei vielen Bakterien so allgemein. Die Diphtheriebakterien lassen sich leicht mit den gewöhnlichen Farbstoffen färben, auch nach Gram und Claudius. Sie bilden keine Sporen.

B. diphtheriae ist der Erreger der Diphtherie; es erzeugt ein überaus heftiges Gift, und ist ausser für den Menschen auch für die meisten unserer Versuchstiere pathogen, besonders für Meerschweinchen (nicht für Mäuse und Ratten).

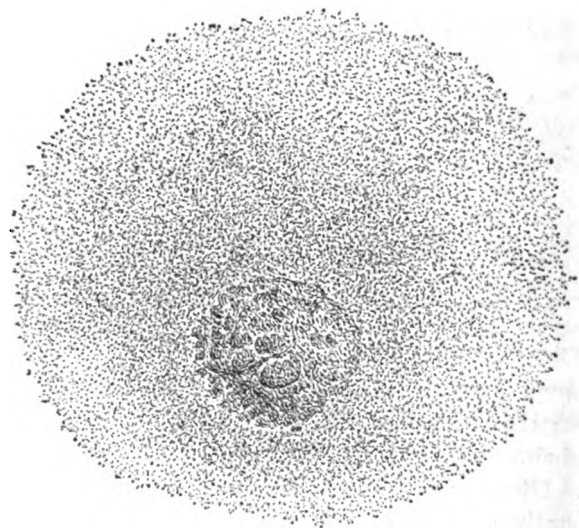


Fig. 140. *Bacterium diphtheriae* (Klebs, Löffler). Plattenkultur auf der Oberfläche von Serum-Agar, 1 Tag alt. 90:1. (Nach Weichselbaum.)

Ein fakultativer Anaërobiont, der sein Optimum bei 37° hat, bei gewöhnlicher Zimmertemperatur wächst er nur sehr

Digitized by Google

langsam (Minimum 18—20°, Maximum 40°). In der Regel lässt er sich ohne Schwierigkeit aus Diphtheriepatienten herauszüchten, das Wachtstum ist aber in den ersten Generationen oft weniger kräftig und nimmt erst an Üppigkeit zu, wenn die Bakterien mehrere Generationen hindurch als Saprophyten gelebt haben. Man züchtet Diphtheriebakterien direkt vom Diphtheriepatienten heraus auf Serum, das zwar kein besonders gutes Substrat für das Wachstum der Art ist, dafür ist es aber auch für die meisten anderen Bakterien schlecht, sodass dieselben hierdurch in ihrem Wachstum zurückgehalten werden. In Stichkulturen (Agar und Gelatine) wächst *B. diphtheriae* längs dem Impfstich als ein weisslicher Strang; an der Oberfläche ist das Wachstum weniger kräftig, namentlich in den ersten Generationen.

In Plattenkulturen auf Agar oder Serumagar entstehen weissliche Kolonieen mit einer dunkleren, mehr grobkörnigen Centralpartie. In Risskulturen auf schräg erstarrtem Serum bildet sich ein grauweisser Beleg längs des Risses.

In Bouillon zeigt sich nach 24 Stunden bei 37° eine leichte Trübung der Flüssigkeit unter gleichzeitiger Bildung von feinen Flöckchen, die sich teils an den Seiten des Glases absetzen, teils zu Boden sinken.

In älteren Kulturen nimmt die Virulenz gewöhnlich etwas an Stärke ab, sie wird aber durch Übertragung auf frisches Substrat wieder gewonnen; im ganzen genommen ist *B. diphtheriae* eine derjenigen pathogenen Bakterien, die am längsten ihre Virulenz unter dem saprophytischen Leben in künstlichen Kulturen zu bewahren vermag.

Unter natürlichen Verhältnissen ist *B. diphtheriae* ein obligater Parasit, der nur im lebenden Organismus gedeiht; in ausgetrocknetem Zustande kann er sich jedoch längere Zeit lebend erhalten, wenigstens einige Wochen lang; er ist auch gegen Kälte widerstandsfähig (siehe p. 152).

Durch die Injektion von steigenden Dosen von Diphtherietoxin in Tiere, welches aus Bouillonkulturen der Diphtheriebakterie ge-

Digitized by Google

wonnen wird, erzielt man die Bildung von Antitoxinen, die die Giftwirkungen des Toxins zu neutralisieren vermögen. Hierauf beruht die Herstellung des Anti-Diphtherie-Serums, das aus Blutserum von Pferden, denen Diphtherietoxin injiziert wurde, besteht (siehe übrigens p. 242). Dieses Anti-Diphtherie-Serum hat schon verbreitete praktische Anwendung gefunden.

Bacterium pseudodiphthericum (Löffler), Migula.

Ist der Diphtheriebakterie sehr ähnlich; kann im Schlund sowohl bei gesunden als auch bei kranken Menschen gefunden werden, ist aber nicht virulent.

Bacterium influenzae (Pfeiffer) Lehmann & Neumann. Influenza.

Die Influenzabakterie ist die kleinste und dünnste aller pathogenen Bakterien; sie tritt in Form von kleinen dünnen Stäbchen von 0,4 μ Breite und 1—1,4 μ Länge vereinzelt oder in wenigen Exemplaren zusammenliegend in kurzen Ketten auf; seltener entstehen längere Fäden (in künstlichen Kulturen). Die Bakterien werden leicht gefärbt (z. B. gut mit schwachem Karbolfuchsin), nach Gram entfärbt.

Fig. 141. *Bacterium influenzae* (Pfeiffer). Zellen aus dem Nasensekret eines Influenzapatienten. 1000 : 1. (Nach Lehmann & Neumann.)

Erreger der Influenza und nur für Menschen und Affen pathogen; kommt im Expectorat der Influenzapatienten, seltener im Blut, vor.

Ausgeprägter Aërobiont, dessen Optimaltemperatur bei 37° liegt. Wächst nicht auf unsern gewöhnlichen Nährsubstraten, wohl aber auf Agar, der mit Blut oder Hämoglobin begossen wurde (siehe p. 114); am besten soll sich Taubenblut eignen; hier werden äusserst kleine glashelle Kolonieen gebildet.

Durch Eintrocknung geht *B. influenzae* sehr bald (schon nach wenigen Stunden) zu Grunde; auch anderen ungünstigen äusseren Umständen ist es nur wenig widerstandsfähig.

Digitized by Google

Bacterium mallei (Löffler, Schütz), Migula, *Rotz.*

Die Stäbchen sind dünn und schlank, mitunter leicht gebogen, von 1,5—4 μ Länge und 0,3—0,5 μ Dicke; in der Regel liegen sie vereinzelt oder paarweise zusammen, können aber auch in älteren Kulturen lange Fäden bilden, die bisweilen unregelmässig verzweigt und keulenförmig angeschwollen sind.[1]) In gefärbten Präparaten findet man oft inmitten der Zellen einige farblose Flecke, die man als Sporen angesehen hat; wahrscheinlich sind sie jedoch nur ungefärbte mittelständige Vakuolen. Die Rotzbakterien lassen sich nur sehr schwer färben (dagegen werden die Kulturen leicht gefärbt), so z. B. nur schwach durch Methylenblau, etwas besser durch Fuchsin und Gentianaviolett; sie werden nach Gram entfärbt. Sporenbildung ist bis jetzt nicht mit Sicherheit bekannt geworden.

Fig. 142. *Bacterium mallei* (Löffler, Schütz), Migula. Zellen aus einer Reinkultur. 800: 1. (Nach Lehmann und Neumann.)

B. mallei ist entschieden als Urheber des akuten und chronischen Rotzes bei Tieren (Pferden, Eseln, Maultieren, Mauleseln) und Menschen nachgewiesen worden. Es ist für die Mehrzahl unserer Versuchstiere pathogen, besonders für Feldmäuse und Meerschweinchen, etwas geringer für Kaninchen, während Rindvieh und Hausmäuse ganz immun sind.

Die Rotzbakterien lassen sich auf allen unsern Nährboden züchten (Optimum bei 37°, bei Temperatur unter 23—25° findet kein Wachstum statt); am meisten charakteristisch ist das Wachstum auf Kartoffeln bei 37°, wo ein braungelber, später braunroter, klebriger Belag entsteht. In älteren Kulturen verlieren die Rotzbakterien ihre Virulenz leicht.

Durch Eindampfung von Bouillonkulturen von *B. mallei* stellt man eine dem Tuberkulin ähnliche Flüssigkeit, das Mallein, her,

[1]) Lehmann und Neumann benennen diese Art *Corynebacterium mallei* wegen dieser Verzweigungen und Anschwellungen, die zuweilen in alten Kulturen auftreten (vgl. Tuberkulose und Diphtherie), die aber wahrscheinlich als Involutionsformen zu deuten sind.

Digitized by Google

das als Diagnostikon für Rotz verwendet wird, wegen seiner Fähigkeit nach subkutaner Injektion in rotzkranken Tieren eine beträchtliche Temperaturerhöhung hervorzurufen.

Bacterium rhusiopathiae (Kitt) Migula. *B. erysipelatos suum* Migula, Schweinerotlauf.

Schlanke Stäbchen von 1—2 μ Länge und 0,5 μ Dicke, die in der Regel vereinzelt oder zu zweien zusammenliegen, seltener bilden sie lange Fäden. Sie werden leicht mit den üblichen Farbstoffen tingiert, auch nach Gram und Claudius. Sporenbildung ist unbekannt.

B. rhusiopathiae verursacht den Schweinerotlauf. Ausserdem ist es für Mäuse, Kaninchen und Tauben pathogen; dagegen sind Meerschweinchen und Hühner immun.

Fakultativer Anaërobiont, der sogar besser ohne als bei dem Zutritt der Luft gedeiht. Auf allen üblichen Substraten, sogar bei gewöhnlicher Zimmertemperatur, züchtbar. In Gelatinestichkulturen findet kein Wachstum an der Oberfläche statt, längs dem Impfstich aber und von

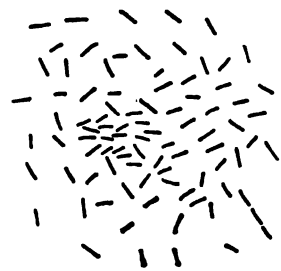


Fig. 143. *Bacterium rhusiopathiae* (Kitt) Migula. Zellen aus einer Reinkultur. 1000:1. (Nach Migula.)

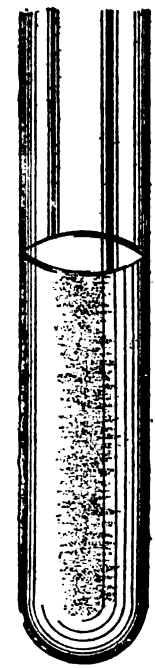


Fig. 144. *Bacterium rhusiopathiae* (Kitt) Migula. Gelatinestichkultur. Natürliche Grösse. (Nach Migula.)

Digitized by Google

diesem ausstrahlend entwickelt sich eine eigentümlich wolkige ungefärbte Vegetation, die in den untersten Schichten der Gelatine ebenso kräftig ist wie in den oberen, und die eine nicht geringe Ähnlichkeit mit einem Lampenputzer haben kann („Lampenputzer-Kultur"). Allmählich kann eine teilweise Verflüssigung der Gelatine stattfinden. In Plattenkulturen auf Gelatine entstehen an oder etwas unter der Oberfläche einige weissliche, langsam wachsende Flecke, die sich später zu stark verzweigten oder unregelmässig wolkigen Kolonieen entwickeln können. In Bouillon entsteht bald eine diffuse Trübung mit grauweissem Bodensatz. Auf Kartoffeln findet kein Wachstum statt.

Bacterium murisepticum (Koch, Flügge) Migula, *Mäuseseptichämie.*

Die Stäbchen gleichen denen des Rotlaufs sehr, und einige betrachten daher auch die Bakterie nur als eine Varietät derselben, sie ist jedoch etwas dünner und schlanker. In Bezug auf die Färbung ist ihr Verhalten dasselbe, und Sporenbildung ist auch hier unbekannt.

Verursacht Septichämie bei der Hausmaus.

Ein fakultativer Anaërobiont, der auf den gewöhnlichen Nährböden leicht züchtbar ist. In Plattenkulturen auf Gelatine wächst er etwas unter der Oberfläche in feinen weisslich-wolkigen Kolonieen, die sich von der umgebenden Gelatine nicht scharf abheben. Die Gelatinestichkulturen gleichen denen des Rotlaufs sehr, sind aber feiner wolkig und diffus.

Unter dem Namen **Septichaemia haemorrhagica** fasst man nach Hueppe einige Tierkrankheiten zusammen, die in manchen Beziehungen Ähnlichkeit besitzen, und die von sehr nahe verwandten, vielleicht identischen Bakterien hervorgerufen werden. Von diesen mögen erwähnt werden *B. cholerae gallinarum, cholerae anatis, cuniculicida, suicida* u. a.

Bacterium cholerae gallinarum (Perroncito, Pasteur,

Digitized by Google

Flügge) *Hühnercholera* einschliesslich *B. cuniculicida* Koch und *B. cholerae anatis* Cornil, Toupet.

Die Stäbchen sind 1,4—2 μ lang und 0,6—0,7 μ breit, gewöhnlich kurz und plump mit abgerundeten Enden; sie liegen entweder vereinzelt oder zu kurzen Ketten vereinigt. Die Stäbchen lassen sich mit den gewöhnlichen Farbstoffen leicht färben und werden nach Gram entfärbt. Charakteristisch ist, das die Enden des Stäbchens weit stärker als die mittlere Partie gefärbt werden, die daher als ein farbloser Spalt erscheint (eine mittelständige Vakuole.[1]) Sporenbildung ist unbekannt.

Ist Erreger der Hühnercholera und findet sich bei dieser Krankheit sowohl im Blut als im Darm der erkrankten Tiere; ausser für Hühner und Gänse ist diese Art pathogen für Enten, Tauben, Kaninchen, Mäuse u. s. w.

Nahe verwandt oder identisch mit diesem ist *Bacterium cholerae anatis* Cornil und Toupet, das sich nur dadurch unterscheidet dass es nur für Enten, nicht für Hühner und Tauben, pathogen ist, ferner *B. cuniculicida* Koch und Gaffky, das in schmutzigem Flusswasser gefunden wurde und das bei Injektion in Kaninchen Septichämie bei diesen hervorruft. Diese letzteren Bakterien können weder morphologisch noch durch ihre Kulturen von der Hühnercholera unterschieden werden.

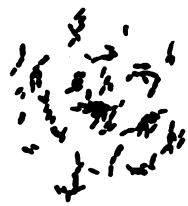


Fig. 145. *Bacterium cholerae gallinarum* (Perroncito, Pasteur, Flügge). Zellen aus einer Reinkultur. 1000:1. (Nach Lehmann & Neumann.)

Fakultativer Anaërobiont und auf den gewöhnlichen Nährsubstraten leicht züchtbar, schon bei Zimmertemperatur. In Plattenkulturen auf Gelatine entstehen kleine weissliche oder gelbliche körnige Kolonieen von unebenem Umriss. In Stichkulturen in Gelatine findet man ein feines fadenförmiges

[1]) Dieses gilt mehr oder weniger für alle Bakterien, die nach Hueppe zur Gruppe *Septichaemia haemorrhagica* gehören.

Digitized by Google

Wachstum längs dem Impfstich, an der Oberfläche ist nur geringes Wachstum. Die Gelatine wird nicht verflüssigt. In Bouillon tritt schnell eine schwache diffuse Trübung ein.

B. cholerae gallinarum hat ein bedeutendes historisches Interesse, indem die Hühnercholera die erste Krankheit war, bei der Immunisierungsversuche unternommen wurden (Pasteur). Wenn die Hühnercholerabakterie bei 40—42 ° unter reichlicher Sauerstoffzufuhr gezüchtet wird, verliert sie den grössten Teil ihrer Virulenz; werden nun so geschwächte Bakterien empfänglichen Tieren eingeimpft, so erwerben diese die Krankheit nur in geringem Grade und erreichen zugleich Unempfänglichkeit für die mehr virulente Form.

Bacterium suicida (Löffler, Schütz) Migula *Bacillus suisepticus* Kruse
ist der Bakterie der Hühnercholera sehr ähnlich. Die Stäbchen sind 1,5—2 μ lang und 0,4—0,5 μ breit. In seinem Verhalten Farbstoffen gegenüber weicht es von der Hühnercholera nicht ab (wird leicht gefärbt, nach Gram entfärbt) und bildet auch keine Sporen.

Verursacht die sogenannte „deutsche Schweineseuche"; übrigens scheint es konstant in der Nase- und Mundhöhle bei gesunden Schweinen vorzukommen. Ausserdem ist *B. suicida* pathogen für Kaninchen und Mäuse, dagegen nur in geringem Grade für Tauben und gar nicht für Hühner (Unterschied von der Hühnercholera).

Ein fakultativer Anaërobiont, der in seinen Züchtungsverhältnissen der Hühnercholera überaus ähnlich ist.

Bacterium acnes (Grawitz & Dieckerhoff) Migula, *Bacillus der Akne contagiosa* des Pferdes Grawitz & Dieckerhoff.

Sehr kurze unbewegliche Stäbchen, die vereinzelt oder zu kurzen Ketten vereinigt vorkommen; Sporenbildung ist unbekannt. Leicht färbbar auch nach Gram.

Ursache der Acne contagiosa des Pferdes, wo sie in den Pusteln (im Eiter und in den Krusten über den Pusteln) vorkommen. Ausserdem pathogen für Hausmäuse (Pyämie).

Digitized by Google

Aërobiont (oder fakultativer Anaërobiont), der auf unsern gewöhnlichen Substraten wächst (am besten auf Serum, auf anderen Substraten sehr langsam) und weissliche oder gelbliche Kolonieen bildet. Optimum bei 37 °.

Bacterium necroseos (Bang), Bazillus der Kälberdiphtherie Löffler, *Bang's Necrosebacillus.*

Tritt in Form von recht dicken Stäbchen von sehr verschiedener Länge auf (die kürzesten sind nur ungefähr 3—5 mal so lang als dick). Die Stäbchen besitzen eine ausgeprägte Tendenz zu langen Fäden auszuwachsen. Sie enthalten Körner, die stärker als der übrige Inhalt Farbstoffe aufnehmen. Sporenbildung ist nicht mit Sicherheit bekannt.

Ursache verschiedener Krankheiten von nekrotisierendem Charakter bei unseren Haustieren (Kälberdiphtherie, Klauepanaritien, disseminierenden Lebernekrosen, Leberbeulen u. s. w.).

Anaërobiont, auf mehreren unserer üblichen Substrate (z. B. Serum, Serum-Agar, Gelatine-Agar, Serum-Agar-Gelatine) züchtbar, wo er in unregelmässig büscheligen Kolonieen wächst, von deren dichterem Centrum zahlreiche, mehr oder weniger wellige Fäden und Fadenbündel ausstrahlen. Auf Agar ist er nur sehr schwer züchtbar und wächst kaum auf Gelatine und Kartoffeln.

Bacterium abortus (Bang) *Abortusbacillus. Bacillus des seuchenhaften (infektiösen) Verwerfens* Bang.

Unbewegliche Stäbchen von variabler Länge, die grösseren sind ungefähr von der Länge der Tuberkelbakterie, gewöhnlich sind sie kürzer. Mit den gewöhnlichen Anilinfarbstoffen färbbar, wird sie nach Gram entfärbt. Die Stäbchen enthalten 1—2 rundliche oder längliche Körner, die Farbstoffe besser als die übrigen Teile der Zelle aufnehmen. Die Körner finden sich gewöhnlich in der Nähe der Zellenden.

Ursache des infektiösen Verwerfens der Kühe, wo die Bakterie einen Urinkatarrh hervorruft, der das Verwerfen

Digitized by Google

zur Folge hat. Auch mehrere andere unserer Haustiere sind empfänglich, z. B. die Ziege, das Schaf und die Stute.

Das Verhalten des *B. abortus* zum Sauerstoff ist sehr eigentümlich: es besitzt nämlich zwei Wachstumsoptima, nämlich eins bei einer Sauerstoffspannung im Nährsubstrat, die kleiner ist als die der atmosphärischen Luft und eins bei einer sehr hohen Sauerstoffspannung (etwas unter 100 %). Zwischen diesen beiden Optimalpunkten giebt es eine zwischenliegende Zone, wo die Bakterie nur schlecht oder gar nicht gedeiht (Bang und Stribolt).

Auf Gelatine und Agar und in gewöhnlicher Bouillon wächst die Abortusbakterie nicht oder nur sehr schlecht; bessere Substrate sind Agar-Serum oder Serum-Gelatine-Agar sowie Serum-Glycerin-Bouillon. Die Kolonieen sind sehr klein (kaum so gross wie ein Stecknadelkopf) rundlich und mit fein gezacktem Rand.

Bacterium renale (Enderlen, Bollinger) Migula. *Bacillus renalis bovis* Enderlen, Bollinger; *B. pyelonephritidis boum* Höfflich.

Die Stäbchen sind 2—3 μ lang und 0,7 μ dick; sie sind oft leicht gekrümmt und haben abgerundete Enden. Werden nach Gram gefärbt. Sporenbildung nicht bekannt.

Verursacht infektiöse Pyelonephritis bei der Kuh. Ist aërob und kann auf Agar oder Serum gezüchtet werden, wo es bei Blutwärme in Form von grauartigen Kolonieen wächst.

B. Nicht pathogene Arten.

Bacterium acidi lactici (Hueppe) Migula.

Kurze plumpe Stäbchen (gewöhnlich doppelt so lang als breit), die vereinzelt oder paarweise vorkommen, seltener zu kurzen Ketten vereinigt sind. Nach Hueppe bilden sie Endosporen, Keimung ist jedoch nicht beobachtet worden.

B. acidi lactici kommt in saurer Milch vor und ist eine der häufigsten Milchsäurebakterien (näheres hierüber siehe

Digitized by Google

p. 221), die in Milch und anderen zuckerhaltigen Flüssigkeiten die Bildung von Milchsäure verursacht, wodurch die Milch gerinnt. Wird sie längere Zeit in einem zuckerfreien Substrat gezüchtet, geht die Fähigkeit Milchsäure zu bilden oft allmählich verloren, kann aber doch in der Regel wiedergewonnen werden (siehe p. 217).

Fig. 146. *Bacterium acidi lactici* (Hueppe) Migula. Zellen aus einer Reinkultur. 800:1. (Nach Lehmann & Neumann.)

Ein fakultativer Anaërobiont, der auf den gewöhnlichen Substraten leicht züchtbar ist, jedoch nur langsam und zwar nicht unter Temperaturen von 10°—12° wächst. Erst bei ca. 15° findet Säurenbildung statt. In Gelatineplattenkulturen wächst diese Art in weisslichen porzellanartig glänzenden blattartigen Kolonieen mit gelblicher Mitte und gebuchtetem Umkreise. In Gelatinestichkulturen entsteht längs dem Impfstich eine weissliche fadenförmige Vegetation, an der Oberfläche ein grauweisser, unregelmässig begrenzter Belag. Verflüssigt die Gelatine nicht.

Bacterium aceti (Kützing) Zopf

gehört neben anderen beweglichen sowie unbeweglichen Arten zur physiologischen Gruppe der Essigsäurebakterien, aërobe Bakterien, die dadurch charakterisiert sind, dass sie in alkoholischen Flüssigkeiten eine Gärung hervorrufen, vermöge deren Essigsäure und Wasser, vielleicht mit Aldehyd als Zwischenglied, entsteht, ein Vorgang, der sich durch folgende chemische Gleichungen veranschaulichen lässt.

$$C_2 H_5 OH + O = CH_3 COH + H_2 O$$
$$\text{und } CH_3 COH + O = CH_3 COOH.$$

Die Essigsäurebakterien spielen eine sehr grosse praktische Rolle in den Essigfabriken, wo die Essigproduktion mit Hilfe dieser Bakterien stattfindet.

Digitized by Google

Die Gärungsbakterien wirken in bis 10 % Alkohol; sie gedeihen am besten, wenn 1—2 % Essigsäure gebildet ist (also im Gegensatz zu den meisten anderen Bakterien auf einem sauren Substrat); doch hört die Gärung auf, wenn ca. 14 % Essigsäure gebildet sind. Die Optimaltemperaturen sind bei den verschiedenen Arten etwas verschieden, liegen aber zwischen 25° und 35° (Minimum zwischen 4°—8°), bei Temperaturen über 35° werden leicht eigentümliche Involutionsformen gebildet (siehe p. 80—81; bei 50° sterben die Zellen. Die Essigsäurebakterien bilden eigentümliche Häute an der Oberfläche der Flüssigkeiten, in denen sie wachsen.

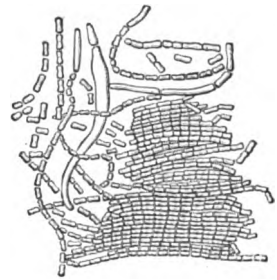


Fig. 147. *Bacterium aceti* (Kützing) Zopf. Vegetation aus einer jungen Hautbildung auf Doppelbier bei 34°. 1000:1. (Nach E. Chr. Hansen.)

B. aceti wächst bei der Optimaltemperatur (34°) auf einem günstigen Substrat (z. B. Doppelbier) in Gestalt einer schleimigen, glatten Haut an der Oberfläche. Die Haut besteht aus kurzen, stabförmigen, in der Mitte etwas eingeschnürten Zellen, die zu kurzen, dicht zusammengedrängten, Ketten angeordnet sind. Die Zellen sind von Schleimkapseln umgeben, die im Gegensatz zu denen der beiden folgenden Arten sich nicht durch eine Jodlösung färben lassen. Bei 40—40½° werden lange, dünne, fadenförmige Involutionsformen gebildet; mitunter sind dieselben verzweigt.

B. aceti findet sich sowohl im untergärigen als auch im obergärigen Bier und ausserdem im Luftstaube und in Wasser.

Ausser *B. aceti* sollen von anderen Essigsäurebakterien *B. Pasteurianum*, *B. Kützingianum* sowie *B. xylinum* genannt werden (siehe auch p. 225).

Bacterium Pasteurianum E. Chr. Hansen.

Auf Doppelbier bei 34° wächst diese Art als eine

Digitized by Google

trockene, runzelige und gefaltete Haut an der Oberfläche und sich wenig über dieselbe erhebend. Die Zellen sind hier ebenfalls zu Ketten geordnet, sind aber durchweg grösser, namentlich dicker als bei *B. aceti.* Die Zellen werden von Schleimkapseln umgeben, die von einer Jodlösung blau gefärbt werden.

Kommt an denselben Stellen wie *B. aceti* vor, häufiger in den Obergärungs- als in den Untergärungsbrauereien.

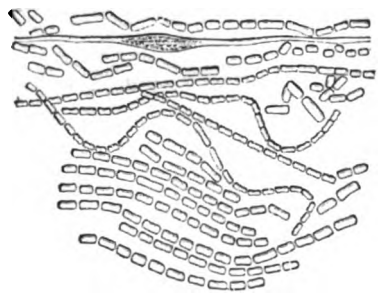


Fig. 148. *Bacterium Pasteurianum* E. Chr. Hansen. Vegetation aus einer jungen Hautbildung auf Doppelbier bei 34°. 1000:1. (Nach E. Chr. Hansen.)

Fig. 149. *Bacterium Kützingianum* E. Chr. Hansen. Vegetation aus einer jungen Hautbildung auf Doppelbier bei 34°. 1000:1. (Nach E. Chr. Hansen.)

Bacterium Kützingianum E. Chr. Hansen.

Auf Doppelbier bei 34° entsteht eine trockene runzelige Haut, die der von *B. Pasteurianum* ähnelt, sich aber dadurch unterscheidet, dass sie sich hoch über die Flüssigkeit und an der Kolbenwand hinauf erstreckt. Auch unterscheidet sich diese Haut dadurch, dass sie aus kleinen Stäbchenbakterien besteht. Dieselben sind häufig frei oder nur zu zweien verbunden und bilden im Gegensatz zu den beiden vorhergehenden Arten selten längere Ketten. Die Zellen sind von Schleimkapseln umgeben, die durch Jod blau gefärbt werden.

B. Kützingianum wurde in Doppelbier gefunden.

Digitized by Google

Bacterium xylium A. J. Brown
unterscheidet sich von den drei anderen erwähnten Essigsäurebakterien durch die Bildung einer Haut, die nicht wie bei den anderen leicht zerteilbar ist, sondern zähe und knorpelig wird. Die die Zellen umgebenden Kapseln werden mit Jod und Schwefelsäure blau gefärbt (Cellulosereaktion, s. p. 225, 231).

Bacterium casei (Adametz) Migula.

Die Stäbchen sind 1,2 μ dick, 3—4 mal so lang. Oft werden sie zu sehr langen, oft gebogenen und verschlungenen Fäden verbunden. Bildung von Endosporen wird angegeben, Keimung ist aber bei ihnen nicht beobachtet worden. Involutionsformen entstehen leicht.

In Milch bewirkt *B. casei* die Bildung von Milchsäure und das Kaseïn wird als eine gallertartige Masse herausgefällt.

B. casei ist bei gewöhnlicher Zimmertemperatur leicht züchtbar; es bildet weisse, die Gelatine verflüssigende Kolonieen. In Plattenkulturen auf Peptongelatine entstehen weisse, schnell wachsende Kolonieen, aus deren Centralpartie zahlreiche verzweigte Strahlen entspringen, die einander kreuzen und verschiedentlich mit einander anastomosieren, sodass die Kolonieen denen echter Mycelpilze ähnlich werden.

Bacterium thermophilum (Miquel) Migula.

Die Stäbchen sind 1 μ dick und zu Fäden verschiedener Länge verbunden, sie bilden endständige Sporen, bei denen Keimung nicht beobachtet wurde.

B. thermophilum wächst langsam und nicht bei Temperaturen unter 42°. Daher rechnen wir es zu den thermophilen Bakterien (siehe p, 144), die sich dadurch auszeichnen, dass sie ihr Wachstum und Optimum bei weit

Digitized by Google

höheren Wärmegraden als die meisten andern Lebewesen haben.

Auf Agar wächst es als eine weisse Scheibe an der Oberfläche; in Bouillon findet bei 50° lebhaftes Wachstum statt, indem die Flüssigkeit getrübt und an der Oberfläche eine Haut gebildet wird.

Minimum 42°, Optimum 50—60°, Maximum 72°.

Bacterium viridulum Migula, *Bacillus thermophilus II* Lydia Rabinowitsch
gehört ebenfalls zu den thermophilen Bakterien. Tritt als schlanke, zuweilen fast kommaförmige Stäbchen mit körnigem Inhalt auf; angeblich bilden diese mittelständige runde Sporen, wobei Keimung nicht beobachtet ist.

B. viridulum ist fakultativ anaërob und zeigt das interessante Verhalten, dass es schon bei 33° ohne Sauerstoffzutritt (anaërob) wachsen kann, während es in Gegenwart von Sauerstoff am besten bei Temperaturen zwischen 60—70° wächst (siehe auch p. 145).

Auf Agar entstehen grünliche, körnige Kolonieen und auf Kartoffelscheiben graugelbliche Kolonieen mit gebuchtetem Rande.

Findet sich häufig in Erde, Schnee, Exkrementen u. s. w.

Ausser den erwähnten Arten kennt man eine Anzahl von andern thermophilen Bakterien, die von Lydia Rabinowitsch studiert sind (von ihr *Bacillus thermophilus I, III, IV* u. s. w. benannt); von mehreren derselben gilt dasselbe, was wir bei *B. viridulum* sahen, nämlich dass sie anaërob bei tieferen Temperaturen (34°—44°) zu wachsen vermögen, während ihr Optimum in aërobem Zustande weit höher liegt als es gewöhnlich bei den thermophilen Bakterien der Fall ist.

Bacterium phosphorescens B. Fischer (= *Photobacterium phosphorescens* Beijerinck nach Ludwig).

Tritt als kurze, fast *Micrococcus* ähnliche, plumpe Stäb-

Digitized by Google

chen auf, die in der Regel in einer Zooglöa eingeschlossen sind; werden leicht gefärbt und bilden keine Sporen.

Die Art gehört zur biologischen Gruppe der Lichtbakterien (siehe p. 199—202 und 257) und ist auf selbstleuchtenden Fischen gefunden worden; sie leuchtet mit einem smaragdgrünen Licht. Sie hat ihr Lichtoptimum bei 15—25°, bei 0° leuchtet sie noch, nicht aber bei Temperaturen über 32°.

Auf Gelatine (Salzwasser-Pepton-Gelatine) züchtbar, wo sie, ohne die Gelatine zu verflüssigen, wächst und an der Oberfläche graue, allmählich schmutzigbraune Kolonieen bildet.

Kommt in den nördlicheren Meeren vor und ist oft die Ursache des Leuchtens toter Fische.

Bacterium Nitrobacter (Winogradsky) Lehmann & Neumann.

Kleine länglich-ovale Stäbchen von 0,5 μ Länge und 0,15—0,25 μ Breite, von einer dünnen Schleimkapsel umgeben.

Gehört zur biologischen Gruppe der Salpeterbakterien (Nitrobakterien) und zwar zu den Nitratbakterien (siehe p. 109—110 sowie 121—122), welche die Nitrite weiter zu Nitraten oxydieren.

Auf den gewöhnlichen Nährsubstraten, die ja organischen Kohlenstoff enthalten, wächst *B. Nitrobacter* nicht, und überhaupt hat organischer Kohlenstoff einen schädlichen Einfluss auf diese Bakterie, sie lässt sich aber züchten auf Gypsblöcken, die mit einer Lösung von Nitriten und anderen anorganischen Salzen getränkt sind, oder auf einer nitrithaltigen Gallerte von Kieselsäurehydrat, sowie endlich auf Nitrit-Agar mit geringem (1,5 %) Agargehalt. Sie vermag also auf Substraten zu gedeihen, die von organischem Kohlenstoff absolut frei sind; ihren Kohlenstoffbedarf deckt sie durch Assimilation des Kohlenstoffs in anorganischer Form, nämlich der Kohlensäure der Luft. Diese Assimilation findet im Dunkeln statt; die nötige Energie verschaffen sich die Bakterien durch die Oxydation der Nitrite zu Nitraten (siehe p. 109). Wenn

Digitized by Google

die Kohlensäure der Luft ausgeschlossen wird, findet keine Oxydation statt.

Das Optimum für die Nitratbildung liegt bei ca. 35 °; bei Temperaturen zwischen 15 ° und 10° geht sie nur sehr langsam von statten und zwischen 10° und 1° hatte nach Verlauf eines Monats keine Oxydation stattgefunden (Stutzer). Ausser von der Temperatur und der Gegenwart der Kohlensäure ist die Nitratbildung von der Reaktion des Nährsubstrates abhängig, am besten geht sie bei schwach alkalischer jedoch auch bei neutraler Reaktion vor sich (Stutzer).

Die Nitratbakterien vermögen nicht die Ammoniakverbindungen zu oxydieren, ja dieselben wirken sogar als ein kräftiges Gift auf sie (Winogradsky und Omeliansky siehe p. 122 und 175).

Die Nitratbakterien kommen überall im Erdboden vor, wo sie die durch die Wirksamkeit der Nitritbakterien aus den Ammoniaksalzen gebildeten Nitrite sofort zu Nitraten weiter oxydieren. Daher findet man unter normalen Verhältnissen im Erdboden nur die höchste Oxydationsstufe, die Nitrate. Die Nitratbakterien haben somit eine enorme Bedeutung als natürliche Salpeterbildner.

Stutzer bezweifelt, dass der von ihm untersuchte Nitratbildner eine wirkliche Bakterie sei; er will bei demselben hefeähnilche Zellvermehrung beobachtet haben und benennt ihn mit dem indifferenteren Namen „*Nitromikrobium*".

Bacterium amethystimum (Eisenberg) Migula.

Kurze (1,0—1,4 μ lange, 0,5—0,8 μ breite) Stäbchen mit abgerundeten Enden. Sie bilden keine Sporen.

In Plattenkulturen auf Gelatine werden dunkelviolette Kolonieen gebildet unter gleichzeitiger Verflüssigung der Gelatine.

Bacterium pyocinnabareum (Ferchmin, Kruse) Migula ist, ohne pathogen zu sein, im Eiter von frischen Wunden gefunden. Es bildet einen dunkelroten Farbstoff.

Digitized by Google

Rote und gelbe Farbstoffe werden von vielen anderen zur Gattung *Bacterium* gehörigen Arten gebildet.

Bacterium petroselini Burchard.

Cylindrische, leicht gebogene Stäbchen von 2,4—2,8 μ Länge und 1,33 μ Breite. Bildet länglich-eiförmige Endosporen, die gewöhnlich mittelständig und von einer doppelten Sporenwand umgeben sind, nämlich einer äusseren dickeren und einer inneren dünneren Haut. Dieses Verhalten ist bis jetzt nur bei wenigen Bakterienarten bekannt. Die Keimung der Sporen ist polar, und man sieht hier deutlich, wie das junge Keimstäbchen die beiden Häute abwirft.

B. petroselini wurde in faulender Petersilie gefunden; es wächst auf unseren gewöhnlichen Substraten leicht.

Bacterium brachysporum Burchard

zeichnet sich durch seine eigentümlich eckigen fast quadratischen Sporen aus; ihre Keimung ist polar.

Bacillus Cohn, Migula.

Die Zellen sind cylindrisch, stabförmig, frei oder zu Fäden verbunden. Sie sind mit diffusen Geisseln versehen und deshalb kürzere oder längere Zeit ihres Lebens beweglich. Endosporenbildung bei vielen Arten bekannt.

Zur Gattung *Bacillus* gehört eine sehr grosse Anzahl von Arten (gegen 500 bekannt), von denen mehrere pathogen sind.

A. Pathogene Arten.

Bacillus Tetani Nicolaier.

Die Stäbchen sind schlank, 0,5—0,7 μ breit und 2—6 μ lang; sie sind beweglich und kommen entweder vereinzelt oder zu kurzen Fäden verbunden vor. Die Anzahl der Geisseln ist sehr gross. Die Zellen werden leicht mit den gewöhnlichen Farbstoffen tingiert, auch nach Gram und Claudius. Endo-

Digitized by Google

sporenbildung findet statt; in jeder Zelle entsteht eine kugelige oder eiförmige, stets endständige Spore, die dicker als das Stäbchen ist, wodurch die Zellen die charakteristische Trommelschlägelform annehmen. Keimung der Sporen ist nicht beobachtet.

B. Tetani erregt den Wundstarrkrampf (Tetanus) und ist ausser für den Menschen pathogen für mehrere Tiere (Pferde, Hunde, Schafe, Mäuse, Kaninchen u. s. w.)

Anaërobiont, der am besten ohne Zutritt des Sauerstoffs (z. B. in einer Wasserstoffatmosphäre) gezüchtet wird. Doch wird angegeben, dass er in atmosphärischer Luft bei geringem Druck (bis 20 mm) gedeiht, und man soll allmählich Rassen hervorrufen können, die

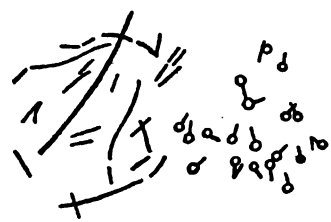


Fig. 150. *Bacillus Tetani* Nicolaier.
Vegetative und sporentragende Zellen. 1000:1.
(Nach Flügge.)

Fig. 151. *Bacillus Tetani* Nicolaier.
Gelatinestichkultur in natürlicher Grösse.
(Nach Ball.)

bei gewöhnlichem Luftdruck zu wachsen vermögen (siehe p. 139—140).

Er wächst schon bei gewöhnlicher Zimmertemperatur, hat aber sein Optimum bei 37°. In Plattenkulturen auf Gelatine entstehen weissliche, schimmelpilzähnliche Kolonieen, welche die Gelatine langsam verflüssigen. In Stichkulturen in hohen Gelatineschichten (Traubenzucker-Gelatine ist die

Digitized by Google

beste) bleibt der obere Teil des Impfstichs steril, während er in einer Tiefe von 1—2 Centimeter unter der Oberfläche zahlreiche radial verlaufende spitze Fortsätze entsendet; die Gelatine wird allmählich unter Gasentwicklung verflüssigt.

Ausser in den Wundsekreten von Tetanuskranken findet sich *B. Tetani* oft im Darm der Pflanzenfresser und ferner fast überall im Erdboden, wo er sich im Sporenzustande lebensfähig zu erhalten vermag. Dass man Anti-Tetanus-Serum hergestellt hat, wurde p. 242 erwähnt.

Bacillus Chauveaui Arloing, Cornevin, Thomas. *B. carbonis* Migula. *B. sarcophysematos* Kitt. *Rauschbrand.*

Die Stäbchen sind cylindrisch mit abgerundeten Enden, 1 μ breit und 3—5 μ lang, sie zeigen lebhafte Bewegungen; gewöhnlich kommen sie vereinzelt, selten zu kurzen Fäden

Fig. 152. *Bacillus Chauveaui* Arloing, Cornevin, Thomas. 1. Vegetative, 2. sporentragende Zellen. 600:1. (Nach Kitasato.)

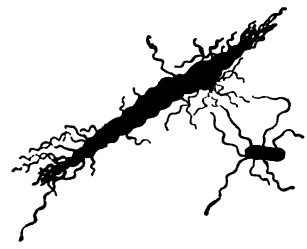


Fig. 153. *Bacillus Chauveaui* Arloing, Cornevin, Thomas. Zellen mit Geisselzöpfen. 1000:1. (Nach Flügge.)

verbunden vor. Die Geisseln sind in grosser Anzahl über die ganze Zelloberfläche verstreut; wie bei den grossen Wasserspirillen (*Sp. undula* u. s. w.) kleben sie leicht aneinander zu den sogenannten Geisselzöpfen (siehe p. 36) Die Zellen werden leicht und sicher nach Claudius gefärbt. Dagegen sind die Angaben über Färbung nach Gram strittig. Endosporenbildung findet statt; in jeder Zelle entsteht eine eiförmige Spore, die gewöhnlich gegen das eine Ende der Clostridium-

Digitized by Google

oder keulenförmig aufgetriebenen Mutterzelle liegt. Die Sporenbildung findet bei ca. 37 ° statt; Keimung der Sporen wurde nicht beobachtet.

B. Chauveaui erregt beim Rindvieh den gefürchteten Rauschbrand (Charbon symptomatique), der in Europa stellenweise recht häufig ist (z. B. Bayern, Alpenländer, Frankreich, Norwegen); er ist ausserdem für Schafe und Ziegen pathogen, von unseren gewöhnlichen Versuchstieren aber nur für Meerschweinchen; auch der Mensch ist nicht empfänglich.

Anaërobiont (oder nach späteren Untersuchungen eher ein teilweiser Aërobiont, siehe p. 139—40), der am besten ohne Zutritt des Sauerstoffs (in einer Wasserstoffatmosphäre oder in hohen Schichten von Agar oder Gelatine) züchtbar ist. Wächst schon bei gewöhnlicher Zimmertemperatur, am besten bei ca. 37 °, die Züchtung ist aber oft mit Schwierigkeiten verbunden. Die Kolonieen sind denen von *B. Tetani* ähnlich; sie verflüssigen die Gelatine und entwickeln einen stinkenden, putriden Geruch. In flüssigen Nährsubstraten verliert er seine Virulenz bald.

Durch seine widerstandsfähigen Sporen vermag *B. Chauveaui* unter natürlichen Verhältnissen das Leben ausserhalb des Wirtorganismus zu erhalten; in gewissen Gegenden ist er eine verbreitete Erdbakterie.

Man kann mit Erfolg gegen Rauschbrand „vaccinieren", indem man den Tieren Bakterien einimpft, die durch die Einwirkung hoher Temperaturen geschwächt sind; hierdurch erhalten die Tiere die Krankheit in nur geringem Grade und erlangen gleichzeitig Immunität. (Vgl. Hühnercholera p. 312).

Verwandt mit B. Chauveaui scheint der von Ivar Nielsen und C. O. Jensen beschriebene „Bradsot-Bacillus" (*B. gastromycosis ovis* Ivar Nielsen) zu sein; er verursacht eine auf Island, den Faeröern, in Schottland und Norwegen auftretende Krankheit beim Schaf. Er ist anaërob und bildet widerstandsfähige Sporen.

Digitized by Google

Bacillus oedematis maligni Koch „*Vibrion septique*" Pasteur. *Malignes Oedem.*

Cylindrische (3 μ lange, 1 μ breite Stäbchen, die vereinzelt oder oft in langen, gebogenen Fäden (Unterschied von *B. Chauveaui*) vorkommen. Durch zahlreiche sehr lange, gewöhnlich seitenständige Geisseln beweglich. Die Angaben über Färbungen nach Gram sind strittig, er ist aber leicht und sicher nach Claudius färbbar. Endosporenbildung findet in den freien Stäbchen statt, die oft in der Mitte aufgetrieben sind; in jeder Zelle entsteht nur eine Spore, wobei aber Keimung nicht beobachtet wurde.

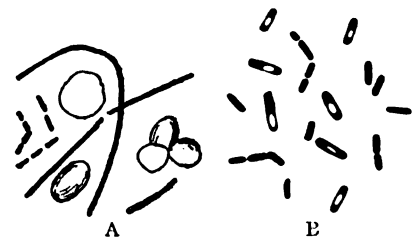


Fig. 154. *Bacillus oedematis maligni* Koch. A. Vegetative Zellen und Fäden aus der Milz eines Meerschweinchens. B. sporentragende Zellen aus einer Reinkultur. A. 700:1 (nach Koch); B. 1000:1 (nach Lehmann und Neumann.)

Ursache des sogenannten malignen Ödems und ausser für den Menschen auch für die meisten unserer Haus- und Versuchstiere pathogen.

Anaërobiont (oder nach späteren Untersuchungen eher teilweiser fakultativer Aërobiont (siehe p. 139—140)) der am besten ohne Zutritt des Sauerstoffs, schon bei gewöhnlicher Zimmertemperatur wächst (Optimum 37 °). Ist in Bezug auf Züchtungsverhältnisse den beiden vorhergehenden Arten ähnlich; die Gelatine wird unter Gasentwicklung verflüssigt.

Ist überall sehr verbreitet im kultivierten Erdboden, in Staub, Schmutz u. s. w., wo er sich im Sporenzustande lebensfähig erhält; findet sich auch häufig im Darm der Pflanzenfresser.

Bacillus botulinus van Ermengen, *Botulismus*
ist eine anaërobe, sporenbildende Art, die in ihren morpho-

Digitized by Google

logischen und kulturellen Eigenschaften sich den vorhergehenden anschliesst. Sie produziert das starke Botulismus-Gift (s. p. 240) und spielt bei gewissen Fällen von Fleischvergiftung eine Rolle, vermehrt sich aber nicht im Organismus; die Einimpfung getöteter Kulturen hat dieselbe Wirkung als die lebenden Bakterien.

Bacillus typhi Gaffky, *Typhus.*

Die Stäbchen sind 1 - 3—5 μ lang und durchschnittlich 0,8—1 μ breit in ungefärbtem und 0,5—0,8 μ in gefärbtem Zustande; oft sind sie zu gegliederten oder ungegliederten Fäden vereinigt. Zahlreiche (10—14) Geisseln von variierender Länge sind vorhanden, die Stäbchen zeigen lebhafte Bewegungen. Sporenbildung ist unbekannt; was man früher bei der Typhusbakterie als Sporen angesehen hat, sind die sogenannten Polkörner (siehe p. 26), die besonders auf Kartoffeln bei schwach saurer Reaktion entstehen. Die Polkörnerbildung in Kulturen auf sauren Kartoffeln soll sehr konstant sein, sodass sie als Unterscheidungsmerkmal zwischen Typhus und Coli sowie allen andern typhusähnlichen (pseudotyphösen) Bakterien angewandt werden kann (Migula), indes wird die Richtigkeit dieser Behauptungen von anderen Verfassern bestritten. Die Typhusbakterien werden leicht gefärbt, nach Gram und Claudius werden sie entfärbt.

Fig. 155. *Bacillus typhi* Gaffky. Zellen aus einer Reinkultur. a einzelne Zellen, b ein längerer Faden, c geisseltragende Zellen. 730:1. (Nach Weichselbaum.)

Verursacht den Typhus beim Menschen, wo er während der Krankheit ausser in der Darmwand (im Darminhalt und in den Exkrementen) namentlich in den Mesenterialdrüsen und in der Milz vorkommt. Bei Tieren ist es nicht gelungen, durch Einimpfung von Typhusbacillen eine typhusähnliche Krankheit hervorzurufen, der Bacillus ist aber auf andere Weise

Digitized by Google

pathogen (toxisch) für mehrere der gewöhnliehen Versuchstiere (Meerschweinchen, Kaninchen u. s. w.).

Ein fakultativer Anaërobiont, wächst schon bei gewöhnlicher Zimmentemperatur (Minimum 9 °, Optimum 37 °. Auch auf künstlichen Substraten leicht züchtbar. Das Aussehen der Gelatineplatte ist für den Typhusbacillus und eine Gruppe von nahe stehenden Formen charakteristisch; es entstehen hier an der Oberfläche dünne, durchscheinende, graue Häute mit schwachem bläulich-weissem Perlmutterglanz. Von dem

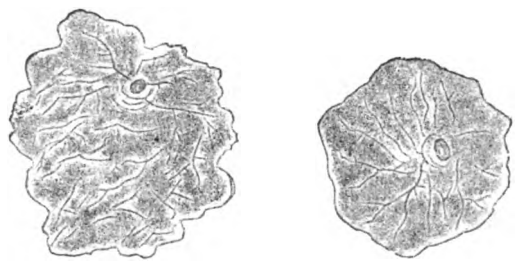


Fig. 156. *Bacillus typhi* Gaffky.
Plattenkulturen auf einer Gelatineoberfläche. (Nach Flügge.)

dickeren oft etwas excentrischen Kern verlaufen zahlreiche anastomosierende Linien bis zum Rande, welcher unregelmässig gezackt oder ausgebuchtet ist. In Gelatinestichkulturen entsteht längs dem Impfstich eine weisse, kräftige, fadenförmige Vegetation, an der Oberfläche ein dünner durchscheinender Belag, der den Plattenkulturen ähnlich sieht. Die Gelatine wird nicht verflüssigt. Besonders eigentümlich ist das Wachstum auf schwach sauren Kartoffeln; hier wächst der Typhusbacillus sehr üppig und breitet sich bald über die ganze Schnittfläche aus, ohne auf derselben andere sichtbare Veränderung zu bewirken als ein etwas feuchtes Aussehen (Gegensatz zu *B. coli.*) Zum Unterschied von anderen ähnlichen Bakterien möge noch erwähnt werden, dass *B. typhi* nicht Milchzucker zu Milchsäure vergärt, wie er auch nicht Indol in einer Peptonlösung hervorruft. (Unter gewissen Um-

Digitized by Google

ständen ist letzteres doch der Fall.) Über die Typhusdiagnose durch die Widal'sche Probe vgl. p. 235 Anmerkung.

Die Typhusbacillen sind gegen schädliche äussere Einwirkungen recht widerstandsfähig (z. B. gegen Austrocknung, Kälte, dagegen nicht gegen hohe Temperaturen): unter natürlichen Verhältnissen können sie ausserhalb des Organismus kürzere oder längere Zeit sich im Wasser lebensfähig erhalten.

Bacillus coli (Escherich) Migula, *Bacterium coli commune* Escherich

gleicht dem Typhusbacillus in seinen morphologischen und kulturellen Verhältnissen so sehr, dass er durch diese kaum von dieser Art unterschieden werden kann; er wird nach Gram und Claudius entfärbt. Typische Colikulturen zeigen folgende Verschiedenheiten: Die Zellen kommen fast immer vereinzelt vor (sind nicht, wie oft beim Typhus, zu Fäden verbunden). Die Anzahl der Geisseln ist geringer als beim Typhus. In Kulturen auf schwach sauren Kartoffeln wächst er als ein sichtbarer, glänzender, gelber Belag; Bildung von Polkörnern findet hier nicht statt. Milchzucker (und eine grosse Anzahl von anderen Zuckerarten) wird zu Milchsäure und anderen Produkten vergoren. In Peptonlösungen wird Indol entwickelt. Diese Verhältnisse können in typischen Fällen genügen, um Coli von Typhus und anderen ähnlichen Bakterien zu unterscheiden, sie treten indes nicht immer mit derselben Konstanz hervor, indem sie innerhalb derselben Kultur Variationen unterworfen sind, und ausserdem scheinen Colikulturen verschiedenen Ursprungs auch oft verschiedene Verhältnisse aufzuweisen. Im ganzen ist das, was unter dem Namen „*B. coli*"

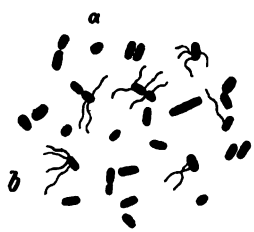


Fig. 157. *Bacillus coli* (Escherich). Zellen aus einer Reinkultur. Geisselfärbung nach Löffler. 730:1. (Nach Weichselbaum.)

Digitized by Google

geht, sicher keine einzelne Bakterienspezies, sondern eine Gruppe von nahestehenden Arten, die wir bis jetzt noch nicht mit genügender Sicherheit auseinander zu halten vermögen.

B. coli kommt regelmässig im Darm bei Menschen und Tieren und ist auch oft ausserhalb des lebenden Organismus (in verschiedenen Fäkalien und damit verunreinigtem Wasser) gefunden worden. Er besitzt einen gewissen Grad von Virulenz; bei gesunden Individuen hat er sich jedoch verhältnismässig selten als Anlass zu Krankheiten erwiesen, dagegen öfter, wenn die Widerstandsfähigkeit des Organismus aus irgend einem Grunde geschwächt ist; er kann alsdann in die Darmwand, in die Bauchhöhle oder in die Blutbahnen hineindringen und verschiedene Beschwerden verursachen.

Bacillus cholerae suum Migula, *B. suipestifer* Kruse.

Die Stäbchen sind 1,2—1,5 μ lang und 0,6—0,7 μ dick; sie kommen bisweilen zu langen Fäden vereinigt vor. Zahlreiche Geisseln sind vorhanden, und die Stäbchen sind sehr lebhaft beweglich; sie werden leicht gefärbt, oft nur an den Polen (vgl. Hühnercholera), nach Gram entfärbt. Sporenbildung ist unbekannt.

Ursache der gefährlichen Schweinepest (Hogcholera, Swinefever, Svinepest); ist für einige unserer Versuchstiere pathogen.

Ein fakultativer Anaërobiont, auf allen unseren gewöhnlichen Substraten züchtbar, am besten bei 37°; verflüssigt die Gelatine nicht. Vergärt Traubenzucker, aber nicht Milchzucker.

Bacillus icteroïdes Sanarelli.

Stäbchen von 2—4 μ Länge mit abgerundeten Enden; sie kommen gewöhnlich vereinzelt oder paarweise vor und sind zur Involution geneigt; sie werden nach Gram entfärbt. Sporenbildung unbekannt.

Bei zahlreichen Fällen von Gelbfieber gefunden, es darf jedoch noch nicht als entschieden angesehen werden, ob er

Digitized by Google

dasselbe verursacht. Er ist ein fakultativer Anaërobiont, der auf den gewöhnlichen Nährböden leicht züchtbar ist.

Bacillus pestis Kitasato, Yersin, *Beulenpest, peste bubonique.*

Kurze stabförmige, ovale oder fast kugelige Zellen, die oft, sowohl im lebenden Organismus als in künstlichen Kulturen von einer Kapsel umgeben sind. Sie tragen Geisseln, die über die ganze Oberfläche verbreitet sind; die Beweglichkeit ist aber nur gering und kommt nur in jungen Kulturen vor (Migula). In künstlichen Kulturen entstehen leicht ganz unregelmässige Involutionsformen. Die Zellen werden leicht gefärbt, besonders in der Nähe der Zellpole (vgl. Hühnercholera), nach Gram entfärbt. Sporenbildung ist unbekannt.

Fig. 158. *Bacillus pestis* Kitasato, Yersin. Zellen aus einer Reinkultur in Bouillon 1000:1. (Nach Lehmann&Neumann.)

Ursache der Beulenpest; ausser für den Menschen ist er pathogen für die meisten warmblütigen Tiere, in ganz besonderem Grade für Ratten, die oft von Epidemieen heimgesucht werden, und denen man daher eine bedeutsame Rolle bei der Verbreitung der Pest und ihrer Übertragung auf den Menschen zuschreibt.

Ein fakultativer Anaërobiont, der auf allen unseren künstlichen Nährböden leicht züchtbar ist, schon bei Zimmertemperatur (Minimum ca. 5°, Optimum ca. 37°, Maximum ca. 43°). In Plattenkulturen entstehen kleine weissgraue Kolonieen mit ausgebuchtetem irisierendem Rand. In Stichkulturen bildet sich längs dem Impfstich eine kräftige weisse fadenförmige Vegetation, an der Oberfläche ein dünner weisslicher Belag. Die Gelatine wird nicht verflüssigt.

Gegen schädliche äussere Einwirkungen (Austrocknung, extreme Temperaturen u. s. w.) scheint die Widerstandsfähigkeit beim *B. pestis* nur gering zu sein.

Über Anti-Pestgift-Serum vgl. p. 242.

Digitized by Google

Bacillus typhi murium Löffler, *Mäusetyphus.*

Kurze bewegliche Stäbchen verschiedener Dicke; bisweilen sind sie zu Fäden vereinigt. Eine grosse Anzahl von Geisseln ist vorhanden; die Zellen werden leicht mit den üblichen Farbstoffen gefärbt, auch nach Gram; Sporenbildung ist unbekannt.

Pathogen für Mäuse (besonders Feldmäuse), nicht aber für unsere Haustiere; bei Feldmäusen erregt er oft grosse Epidemieen, und man hat daher, wie es scheint, oft mit Erfolg, Feldmäuse aus bebautem Erdboden durch diese Bakterie zu vertilgen versucht; vielleicht handelt es sich jedoch hier nur um spontane Epidemieen. Ein fakultativer Anaërobiont, auf unseren üblichen Nährböden leicht züchtbar, schon bei gewöhnlicher Zimmertemperatur. Seine Züchtungsverhältnisse bieten nichts besonderes dar.

B. Nicht pathogene Arten.

Bacillus subtilis (Ehrenberg) Cohn *Heubacillus.*

Die Stäbchen sind 2—8 μ lang, 0,7 μ dick und haben abgerundete Enden. Gewöhnlich sind sie zu langen Fäden vereinigt. Die Zellen werden leicht gefärbt, auch nach Gram. Eine Anzahl (6—8) lange Geisseln sind über die ganze Oberfläche der Zellen zerstreut. Sporenbildung findet in den langen, gegliederten Fäden statt, wo in jeder Zelle nur eine elliptische dickwandige Spore entsteht (p. 54), ohne dass die Mutterzelle ihre Form ändert. Die Keimung der Sporen erfolgt äquatorial; man findet oft Keimungsstadien, wie das in der Figur 72 abgebildete, wo der Keimstab hufeisenförmig gebogen wird, weil seine Enden von den haubenförmigen Sporenhälften umschlossen werden.

B. subtilis ist ein weit verbreiteter und gemeiner Saprophyt, den man in jedem Heuinfus in grosser Anzahl sicher treffen kann; er ist gewöhnlich auch im Wasser zu finden.

Digitized by Google

Ein ausgeprägter Aërobiont, kann aber an eine niedrigere Sauerstoffspannung gewöhnt werden (siehe p. 140); ist leicht züchtbar auf allen unseren Substraten (Minimum 6°, Optimum 30°, Maximum 50°). Die Gelatine wird bald verflüssgt.

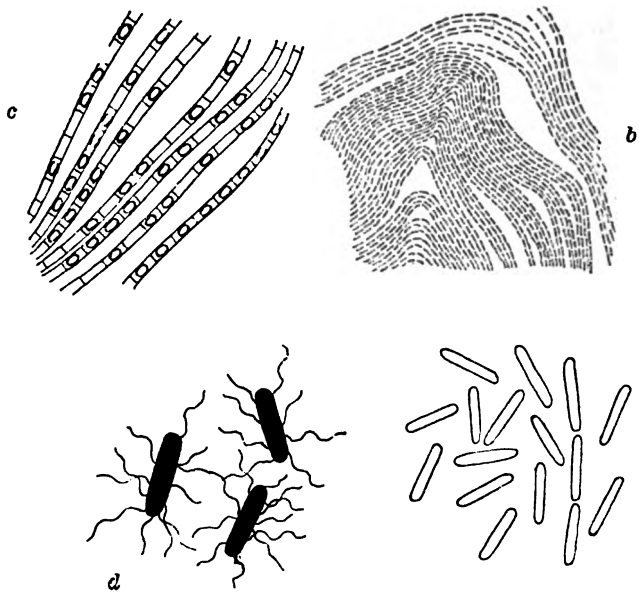


Fig. 159. *Bacillus subtilis* (Ehrenberg) Cohn.
a. schwärmende (ungefärbte) Stäbchen; b. kettenförmige Zellverbände, c. sporentragende Fäden, d. schwärmende Stäbchen, deren Zellen gefärbt sind. a, c, d. 1000:1. b. 100:1. (Nach Migula.)

In Kulturen auf flüssigem Nährboden (z. B. in einem Heuabguss) wächst er an der Oberfläche als eine runzelige, schmutziggefärbte Haut, aus langen, fadenförmigen Zellverbänden bestehend; diese schicken sich bei günstigen Temperaturbedingungen bald zur Sporenbildung an.

B. subtilis ist eine der am besten untersuchten Bakterien, er hat ein bedeutendes historisches Interesse, indem es die erste Bakterie war, bei der die Sporenkeimung beobachtet wurde (Cohn 1877).

Digitized by Google

Bacillus Megatherium de Bary.

Kurze, cylinderische, gerade oder schwach gekrümmte Stäbchen von 2,5 μ Dicke. Die Zellen sind oft zu kürzeren oder längeren Fäden vereinigt, die aus sehr kurzen, fast isodiametrischen, Zellen bestehen. Die Stäbchen sind mittels 4—8 Geisseln beweglich. In jeder der niedrigen Fadenzellen entsteht eine ovale, dickwandige Spore, ohne dass die Mutterzelle ihre Form ändert. Die Keimung der Sporen ist äquatorial. Wird nach Gram und Claudius gefärbt.

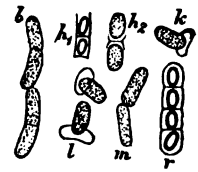


Fig. 160. *Bacillus Megatherium* de Bary. l und m junge vegetative Zellen h und r Zellen mit reifen Sporen, l und k keimende Sporen. 600:1. (Nach de Bary.)

B. Megatherium wird leicht auf allen unseren Substraten gezüchtet. Er wurde ursprünglich von de Bary auf gekochten Kohlblättern gefunden.

Bacillus oxalaticus Zopf.

Sehr grosse Stäbchen mit stumpf abgerundeten Enden (4—8 μ lang, 2,6—3 μ breit); bisweilen sind sie zu Fäden vereinigt; 6—14 Geisseln. In jeder Zelle wird eine kleine ellipsoïdische Spore gebildet, deren Keimung nicht beobachtet worden ist.

B. oxalaticus ist auf allen unseren Nährböden leicht züchtbar; wegen seiner bedeutenden Grösse eignet er sich gut zu morphologischen Untersuchungen.

Fig. 161. *Bacillus mesentericus fuscus* Flügge. Zellen aus einer Reinkultur, z. T. mit Sporen. 800:1. (Nach Lehmann & Neumann.)

Bacillus vulgatus Flügge (Migula) *B. mesentericus vulgatus* Flügge, die gewöhnliche *Kartoffelbakterie.*

Kurze, dicke Stäbchen, die oft zu weniggliedrigen Faden verbunden sind. Die Zellenden sind leichter färbbar als

Digitized by Google

die Mitte. Die Stäbchen tragen zahlreiche lange Geisseln und führen lebhafte Bewegungen aus. In jeder Zelle entsteht eine längliche, dickwandige Spore, ohne dass die Form der Mutterzelle geändert wird.

Auf unseren gewöhnlichen Substraten leicht züchtbar, wo er schon bei Zimmertemperatur schnell wächst; verflüssigt die Gelatine. Am meisten charakteristisch ist das Wachstum auf Kartoffelscheiben; hier verbreitet sich der Bacillus bald über die ganze Schnittfläche als ein schmutzigweisser, klebriger Belag mit zahlreichen netzförmigen Runzeln und Falten, die der Kolonie ein gekröse-ähnliches Aussehen verleihen (daher der Name „*mesentericus*").

B. vulgatus enthält mehrere Enzyme, teils ein proteolytisches (wodurch er die Gelatine verflüssigt), teils ein diastatisches und endlich ein labartiges, wodurch er aus Milch das Kaseïn ausfällt; später wird das ausgefällte Kaseïn durch das proteolytische Enzym gelöst.

Die Widerstandsfähigkeit der Sporen gegen hohe Temperaturen ist überaus gross. Diese Eigenschaft teilt *B. vulgatus* mit mehreren anderen Bakterien, die man im allgemeinen unter dem Namen Kartoffelbakterien zusammenfasst (*B. mesentericus fuscus*, *B. mesentericus ruber* u. s. w.) weil sie oft spontan ungenügend sterilisierte Kartoffelscheiben mit ihren netzförmigen Zooglöamassen bedecken. (Ihre Sporen, die an der Oberfläche der Kartoffeln festkleben, sind nämlich so zählebig, dass sie die Sterilisation überstehen.) Beispielsweise mag erwähnt werden, dass strömende Wasserdämpfe von 100° die Sporen von *B. mesentericus ruber* erst nach einer Einwirkung von $5^1/_2$—6 Stunden zu töten vermögen. (In Wasserdämpfen von 113—116° werden sie nach 25 Minuten, von 122—123° nach 10 Minuten, von 127° nach 2 Minuten, und

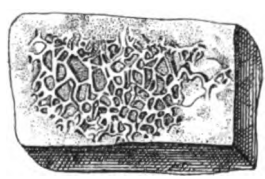


Fig. 162. *Bacillus mesentericus fuscus* Flügge. Kultur an der Oberfläche einer Kartoffelscheibe, 5 Tage bei 22°. Natürliche Grösse. (Nach Lehmann & Neumann.)

Digitized by Google

endlich von 130° augenblicklich getötet.) Auch Giften gegenüber zeigen die Sporen der Kartoffelbakterien eine ausserordentliche Resistenz (Globig).

Die Kartoffelbakterien bewirken, dass Brot mitunter zu einer klebrigen, unangenehm süsslich riechenden Masse umgebildet wird.

Bacillus mycoïdes Flügge.

Die Stäbchen sind ungefähr 1 μ breit und gewöhnlich zu langen Fäden verbunden, die zu dickeren Strängen zusammenkleben. Die Zellen werden leicht gefärbt, auch nach Gram. In den langen Fäden findet Sporenbildung statt (z. B. leicht in Kartoffelkulturen), und es entsteht in jeder Zelle eine ellipsoidische Spore, ohne dass die Mutterzelle ihre Form ändert. Die Keimung der Sporen wurde nicht beobachtet.

Fig. 163. *Bacillus mycoides* Flügge. Plattenkultur an der Oberfläche von Agar, 1 Tag bei 22°. 100:1. (Nach Lehmann & Neumann.)

Ein Aërobiont, der auf allen unseren Nährsubstraten leicht züchtbar ist; wächst hier üppig und schnell und verflüssigt die Gelatine.

Seine Kolonieen sind sehr charakteristisch, namentlich in Plattenkulturen; sie sind nämlich wurzelartig verzweigt, indem von dem etwas dichteren Zentrum feine weissliche, stark verzweigte Stränge nach allen Richtungen ausstrahlen, so dass die Kolonie am ehesten einer Schimmelpilzkolonie ähnelt.

B. mycoïdes kommt ganz gewöhnlich im Erdboden vor; wegen des Aussehens seiner Kolonieen nennt man ihn gewöhnlich „Wurzelbacillus." Auch andere Bakterienarten

Digitized by Google

bilden ähnliche wurzelartig verzweigte Kolonieen (z. B. *B. ramosus* Frankland, Fränkels „Wurzelbacillus").

Bacillus vulgaris (Hauser) Migula. *Proteus vulgaris* Hauser.

Die Stäbchen sind 0,4 – 0,6 μ dick und von sehr variabler Länge; oft wachsen sie zu langen, scheinbar ungegliederten, oft gebogenen oder sogar gewundenen Fäden aus. Die Stäbchen sind dicht mit Geisseln besetzt, die zerstreut über die ganze Oberfläche stehen. Involutionsformen entstehen leicht. Sporenbildung wurde nicht beobachtet.

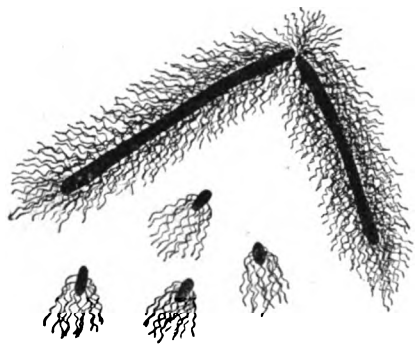


Fig. 164. *Bacillus vulgaris* (Hauser) Migula. Geisseltragende Zellen aus einer Reinkultur. 1000:1. (Nach Migula.)

B. vulgaris ist eine der gemeinsten Fäulnisbakterien (siehe p. 232), zu denen wir eine grosse Anzahl Bakterienarten rechnen, die früher unter dem Cohn'schen Namen *Bacterium termo* zusammengefasst wurden; wie p. 232 erwähnt, können wir eigentlich zu den Fäulnisbakterien gut alle diejenigen Arten rechnen, die bei der Zerlegung der Eiweissstoffe thätig sind; doch giebt es gewisse Formen, die man am gewöhnlichsten erst trifft, wo Fäulnis stattfindet, und die man daher als Fäulnisbakterien im engeren Sinne bezeichnen kann (*Bacillus* (*Proteus*) *vulgaris*, *B.* (*Proteus*) *mirabilis*, *B.* (*Proteus*) *Zenkeri*, *B. putrificus* u. s. w.).

B. vulgaris ist ein fakultativer Anaërobiont, der auf allen unseren gewöhnlichen Nährböden leicht züchtbar ist, am besten bei 20° — 24°; er verflüssigt die Gelatine.

Bacillus radicicola Beijerinck, *Rhizobium leguminosarum* Frank, Wurzelknöllchenbakterie der Hülsenpflanzen.

Digitized by Google

Tritt als freie, bewegliche Stäbchen mit abgerundeten Enden und mit einer Länge von 3—4 μ und einer Breite von ca. 1 μ auf. Sporenbildung ist unbekannt. Ausser diesen grösseren Stäbchen sollen nach Beijerinck einige viel kleinere vorkommen (0,9 μ lang 0,18 μ breit), die er wegen ihrer grossen Beweglichkeit als Schwärmer bezeichnet.

Fig. 165. *Bacillus radicicola* Beijerinck. a stabförmige Bakterien, d Bakteroïden; e und d zeigen die Bildung der Bakteroïden. 700:1. (Nach Beijerinck.)

B. radicicola ist Ursache der eigentümlichen Knöllchenbildung, die konstant auf den Wurzeln der Leguminosen und einzelnen anderen Pflanzen (*Alnus*, *Elaeagnus*, *Hippophaë*, *Podocarpus*) auftritt. Zweifelhaft ist, ob die Knöllchenbakterien der verschiedenen Pflanzenarten zu einer und derselben Art gehören, oder mit anderen Worten, ob „*B. radicicola*" eine Spezies mit verschiedenen Varietäten ist (eine auf Wicken, eine andere auf Lupinen u. s. w.) oder ob jede Leguminosenart ihre spezielle Bakterienart beherbergt. Jedenfalls handelt es sich hier um konstante Varietäten, die sich dem Leben in den verschiedenartigen Hülsenpflanzen angepasst haben; denn die Knöllchenbakterien der einen Art vermögen nicht ohne besondere Angewöhnung (Umzüchtung) Knollen bei einer anderen hervorzubringen.

Wenn die Bakterie in die Wurzeln der Hülsenpflanzen eingedrungen ist und die Bildung der Knollen verursacht hat, teilen sie sich erst sehr lebhaft; hierauf werden sie aber zu den sogenannten Bakteroïden, verzweigten Involutionsformen, umgebildet, die zuletzt zu Grunde gehen und den Hülsenpflanzen als Eiweissnahrung dienen. Das Verhältnis zwischen den Hülsenpflanzen und den Knöllchenbakterien

Digitized by Google

scheint als eine Art Symbiose aufgefasst werden zu müssen, unter der die Assimilation des freien Stickstoffs der Atmosphäre mittelst der Bakterien stattfindet, übrigens ist die Sachlage noch nicht völlig klar geworden (näheres siehe p. 115 bis 121).

Die Knöllchenbakterien sind streng aërob, sie lassen sich (bei Zimmertemperatur) auf einer Gelatine züchten, die mit einem Absud von Leguminosenteilen (Blättern, Wurzeln u. s. w.) sowie mit Zucker und ein wenig Asparagin versetzt wird; sie bilden hier grosse weissliche, rundliche Kolonieen, welehe die Gelatine nicht verflüssigen. Wie in den Wurzelknöllchen, entstehen auch leicht Involutionsformen in Reinkulturen, namentlich auf schwach saurem Substrat oder bei Züchtung bei höheren Temperaturen (35 °) (Mazé).

Über Reinkulturen von Knöllchenbakterien, die unter dem Namen Nitragin in den Handel gebracht sind, siehe p. 121.

Bacillus Pasteurii (Miquel) Migula. *Urobacillus Pasteurii* Miquel.

Die Dicke und Länge der Stäbchen ist abhängig von der Beschaffenheit des Nährbodens. Auf Fleischwasseragar mit 2 % Harnstoff erreichen sie eine Länge von 4—5 μ und eine Dicke von 1,5 μ. Zahlreiche lange diffuse Geisseln. Die Sporen sind kugelig und ca. 1 μ im Durchmesser; in der Regel sind sie endständig in den Mutterzellen, seltener kommen *Clostridium* ähnliche, in der Mitte geschwollene, Mutterzellen vor.

Die Art gehört zu der biologischen Gruppe der Harnstoffbakterien (Urobakterien), die in faulendem Harn vorkommen und durch den Inhalt des Enzyms Urase charakterisiert sind, welches unter Wasseraufnahme Harnstoff zu kohlensaurem Ammoniak umbildet. Diese Art ist in dieser Beziehung die am kräftigsten wirkende aller Harnstoffbakterien, und sie vermag 3,3 Gramm Harnstoff pro Stunde und pro Liter umzubilden (Beijerinck). Im Gegensatz zu den anderen Harnstoffbakterien wächst diese Art nur auf den ge-

Digitized by Google

wöhnlichen festen Nährböden, wenn freies kohlensaures Ammoniak vorhanden ist (Harnstoff-Ammonium-Karbonat-Gelatine). Optimum bei 32 °, Maximum bei ca. 45 °, Minimum bei 6 °.

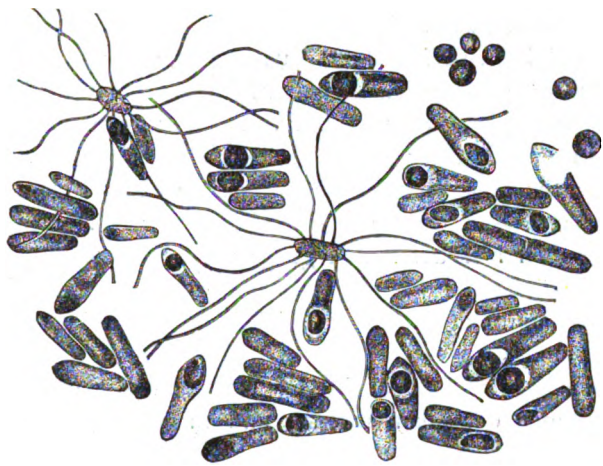


Fig. 166. *Bacillus* (*Urobacillus*) *Pasteurii* (Miquel) Migula. Vegetative und sporentragende Zellen sowie isolierte Sporen aus einer Reinkultur. 2580:1. (Nach Beijerinck.)

Kommt überall im Staub und im Erdboden vor; in faulendem Harn, wenn dieser besonders reich an organischen Stoffen ist.

Bacillus denitrificans Migula. *B. denitrificans agilis* Ampola & Garino, *Bacterium agile* Lehmann & Neumann, Hj. Jensen.

Schlanke, dünne Stäbchen von einer Länge von 1—2,5 μ und einer Dicke von 0,3—0,5 μ; sie sind mit 8—10 langen Geisseln versehen und führen sehr lebhafte Bewegungen aus. Werden leicht gefärbt. Sporenbildung ist unbekannt.

Ein fakultativer Anaërobiont, dessen Optimum bei 36 ° liegt. Auf unseren gewöhnlichen Nährböden züchtbar, wo er am besten gedeiht, wenn dieselben Salpeter enthalten. Seine

Digitized by Google

Kolonieen sind weisslich, ohne ein besonders charakteristisches Aussehen zu besitzen; verflüssigt die Gelatine nicht.

B. denitrificans gehört zusammen mit mehreren anderen Arten (*B. denitrificans, nitrovorus, filefaciens* Hj. Jensen) zu den sogenannten Denitrifikationsbakterien, die durch ihre Fähigkeit, Nitrate[1]) unter Entbindung von freiem Stickstoff zu reduzieren, charakterisiert sind (siehe auch pag. 122 und 226). Züchtet man dieselben in Bouillon mit Salpeter (ferner scheinen noch gewisse andere Stoffe notwendig zu sein, so organische Säuren als z. B. Citronensäure (Stutzer), oder Traubenzucker (Hj. Jensen), — die Angaben hierüber lauten etwas verschieden — so ist nach Verlauf kürzerer oder längerer Zeit der zugesetzte Salpeter unter Schaumbildung und Entwickelung von freiem Stickstoff verschwunden.

Die Denitrifikationsbakterien kommen allgemein in den Exkrementen der Pflanzenfresser und in gedüngter Ackererde vor (Hj. Jensen).

Bacillus Fischeri (Beijerinck) Migula (= *Photobacterium Fischeri* Beijerinck).

Kurze, dicke, lebhaft bewegliche Stäbchen (1,3—2,1 μ lang, 0,4—0,7 μ breit), die mitunter zu langen Fäden auswachsen. Mit den gewöhnlichen Farbstoffen sind sie leicht färbbar; werden nach Gram entfärbt. Sporenbildung ist unbekannt.

Gehört zu den Lichtbakterien (siehe pag. 199—202), ist in künstlichen Kulturen züchtbar, wo schon bei 5 ° Wachstum stattfindet. Er leuchtet mit einem schwach bläulichen Licht (bei Temperaturen zwischen 5 ° und 25 °).

In der Ostsee bei Kiel gefunden.

Bacillus phosphorescens B. Fischer (= *Photobacterium indicum* Beijerinck)

[1]) Einige Arten vermögen nur die Nitrite zu zersetzen; vgl. hiermit die Nitrobakterien, von denen einige nur die Ammoniakverbindungen zu Nitriten oxydieren, während andere diese weiter zu Nitraten oxydieren.

Digitized by Google

ist eine dem vorigen nahestehende tropische Art, deren Kolonieen ebenfalls ein bläuliches Licht entsenden, das etwas kräftiger wie bei *B. Fischeri* ist. Die Optimaltemperatur für die Lichtentwicklung liegt zwischen 25° und 30°.

Im Meer bei St. Croix gefunden.

Bacillus caucasicus (Kern) Flügge. *Dispora caucasica* Kern.

Bewegliche Stäbchen von 5—6 μ Länge und 1 μ Breite. In Kulturen in Milchzuckerbouillon findet man oft in jedem Ende der Stäbchen ein glänzendes Körnchen, das Kern als eine Spore ansah (daher der Name *Dispora*), was sich aber kaum als richtig erwiesen hat (v. Freudenreich). Die Stäbchen werden leicht gefärbt, auch nach Gram.

B. caucasicus findet sich in Kefirkörnern zusammen mit Hefepilzen und *Bacterium acidi lactici*. Die Kefirkörner sind gelbe Zoogloeamassen, die in trockenem Zustande klein und spröde sind, bei Wasseraufnahme aber zu nussgrossen zähen Klumpen anschwellen. Die in den Körnern enthaltenen Mikroorganismen erregen in Milch die sogenannte Kefirgärung, eine zusammengesetzte Gärung, deren Resultate Alkohol, Milchsäure und Kohlensäure sind. Der fertige Kefir hat einen frischen säuerlichen Geschmack und eine rahmartige Beschaffenheit, die dadurch zu stande kommt, dass das ausgefällte Kaseïn sich gleichmässig in der Flüssigkeit als feine Flocken verteilt. Seit Jahrhunderten hat man in den Kaukasusländern alkoholische Getränke durch Kefirgärung in Milch zubereitet (Kefir, Kumys); im übrigen Europa wendet man neuerdings hin und wieder Kefir als Arznei- und Nahrungsmittel wegen seines grossen diätetischen Wertes an.

Die Hauptprodukte der Kefirgärung sind, wie erwähnt, Alkohol und Milchsäure (sowie Kohlensäure), es wurde aber nicht hinreichend klargelegt, welche Rolle jeder der drei in den Kefirkörnern vorkommenden Mikroorganismen hierbei spielt. Neulich hat Schipin eine anaërobe Art, die er Kumysbacillus nennt, reingezüchtet, die sich im Kumys mit *Bacterium acidi lactici*

Digitized by Google

und einer *Saccharomyces* zusammen findet. Über seinen Kumysbacillus giebt Schipin an, dass er in Milch Milchzucker unter Entwickelung von Milchsäure und Alkohol vergärt; zugleich vermag er Eiweiss zu peptonisieren. Der Kumysbacillus scheint bei der Kumysgärung die Hauptrolle zu spielen, seine Wirkung tritt aber erst ein, nachdem *B. acidi lactici* und *Saccharomyces* günstigen Bedingungen für seine Entwickelung geschaffen haben.

Bacillus tenuis (Duclaux) Migula. *Tyrothrix tenuis* Duclaux.

Bewegliche Stäbchen von 3 μ Länge und ungefähr 0,6 μ Breite; sie wachsen oft zu langen Fäden aus. Bildung von Endosporen findet statt; ihre Keimung wurde nicht beobachtet.

B. tenuis scheidet zwei verschiedene Enzyme aus, 1) ein labartiges, das Milch gerinnen lässt, 2) Kasease, die das ausgefällte Kaseïn wieder in Lösung versetzt und es teilweise zu niedrigeren Stickstoffverbindungen zerlegt (zu Leucin, Tyrosin, verschiedenen Ammoniaksalzen, so besonders valeriansaurem Ammoniak). Mit mehreren anderen Bakterien zusammen (beschrieben von Duclaux, Adametz, v. Freudenreich) spielt *B. tenuis* hierdurch eine grosse Rolle bei der sogenannten „Reifung" der frischen Käsemasse (siehe auch p. 232).

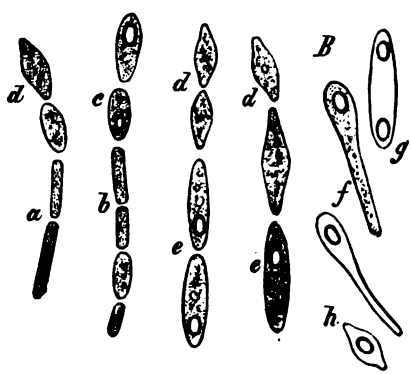


Fig. 167. *Bacillus amylobacter* van Tieghem (= Clostridium butyricum Prazmowski).
Vegetative und sporentragende Zellen.
1020:1. (Nach Prazmowski.)

Bacillus amylobacter van Tieghem (= *Clostridium butyricum* Prazmowski) eine *Buttersäurebakterie.*

Cylindrische, lebhaft bewegliche Stäbchen von 1 μ Dicke und von variabler Länge (ca. 3—10 μ); sie wachsen mitunter

Digitized by Google

zu längeren Fäden aus. Sporenbildung findet statt, und während derselben schwillt die Mutterzelle in der Regel in der Mitte an (*Clostridium*-Form), seltener an dem einen Pol (Keulenform). Zu einer Zeit kurz vor der Sporenbildung werden die Zellen von einer Jodlösung blau gefärbt, was auf den Gehalt eines stärkeähnlichen Kohlenhydrats deutet. Die Keimung der Sporen ist polar, nach der Keimung wird die Sporenwand nicht sofort gelöst, sondern wird eine Zeit lang mitgeschleppt, indem sie den einen Pol des jungen Keimstäbchens wie eine Haube umschliesst.

Ein obligater Anaërobiont (siehe jedoch p. 140). In Lösungen von Kohlenhydraten (Stärke, Dextrin, Zucker u. s. w.) und milchsauren Salzen bildet *B. amylobacter* Buttersäure und zugleich Wasserstoff und Kohlensäure (siehe p. 230). Ferner soll er Cellulose vergären können. Es ist nicht gelungen, *B. amylobacter* auf festem Substrat in unzweifelhaften Reinkulturen zu züchten und seine Speziesbegrenzung gegen andere anaërobe Bakterien, die wir wegen ihrer Fähigkeit, Buttersäuregärung hervorzurufen, unter dem Namen Buttersäurebakterien zusammenfassen, ist daher nicht sicher. Man kann stets *B. amylobacter* mit Sicherheit finden, wenn man ungereinigte, zerschnittene Kartoffeln in Wasser ohne Zutritt der Luft vergären lässt (z. B. in einer Flasche, die bis an die Mündung mit Wasser gefüllt ist). Es tritt alsdann unter Luftentwicklung eine lebhafte Buttersäuregärung ein, und in dem trüben Bodensatz findet man die Bakterien in allen Entwickelungsstadien (vegetative Stäbchen, sporenbildende Zellen und reife Sporen).

B. amylobacter findet sich ganz allgemein verbreitet im Erdboden, wo er im Sporenzustande wegen seiner überaus zählebigen Sporen das Leben zu erhalten vermag. Ausserdem ist er ein sehr konstanter Bewohner des Verdauungskanals der Pflanzenfresser, und man nimmt an, dass er wegen seiner Cellulose-lösenden Fähigkeit zur Lösung der Nahrungsmittel beiträgt, so dass hier eine Art Symbiose vorliegt (siehe p. 185).

Digitized by Google

B. amylobacter ist mitunter der Erreger von Krankheiten in den Kartoffelknollen; er dringt durch kleine Risse oder Wunden in der Epidermis ein und zerstört das Gewebe unter Buttersäurebildung.

Bacillus butylicus (Gruber) Migula. *Granulobacter butylicum* Beijerinck.

Cylindrische Stäbchen (3—5 μ lang, 0,6—0,8 μ breit), die vereinzelt oder zu Ketten vereinigt vorkommen. Unter Anschwellung in der Mitte bilden die Stäbchen grosse cylindrische Sporen, bei denen Keimung nicht beobachtet wurde. Wie bei *B. amylobacter* werden die Sporenmutterzellen kurz vor der Sporenbildung mit einer Jodlösung blau gefärbt.

B. butylicus ist obligat anaërob und findet sich häufig im Mehl. Aus Maltose bildet er normal Butylalkohol neben Wasserstoff und Kohlensäure; Buttersäurebildung findet nicht statt.

Bacillus Pasteurianus (Winogradsky) = *Clostridium Pasteurianum* Winogradsky.

Cylindrische, lebhaft bewegliche Stäbchen von 5 μ Länge und 1,2 Dicke. Vor der Sporenbildung schwellen die Zellen in der Mitte an und enthalten alsdann Stoffe, die von Jod dunkelklau gefärbt werden. In jeder Zelle entsteht eine dickwandige Spore.

Ein obligater Anaërobiont, der Zucker unter Bildung von Buttersäure und Essigsäure sowie Wasserstoff und Kohlensäure vergärt. Am interessantesten ist, dass er den atmosphärischen Stickstoff zu binden vermag (siehe p. 115). Wenn man ihn z. B. in einer vollständig stickstofffreien Nährstofflösung züchtet, die ausser anorganischen Salzen Dextrose enthält, so findet in den Kulturen eine Stickstoffbindung statt, die nur von dem Stickstoff der Atmosphäre herstammen kann. Die Stickstoffbindung geht um so lebhafter von statten, je mehr Zucker sich in der Nährlösung befindet; dagegen wirken Stickstoffverbindungen auf die Bindung des freien Stickstoffs hemmend ein.

Digitized by Google

B. Pasteurianus kommt im Erdboden vor; ist dieser gut durchlüftet, so gedeiht die Bakterie nicht (sie ist Anaërobiont); allein in Symbiose mit anderen Arten, die den Sauerstoff verbrauchen können, vermag sie den atmosphärischen Stickstoff zu binden (s. p. 132).

Bacillus butyricus Hueppe.

Bewegliche Stäbchen (3—8 μ lang, 1—1,2 μ breit) mit gewöhnlich quer gestutzten Enden; sie kommen vereinzelt oder zu Fäden vereinigt vor. Sporenbildung findet statt; die Sporen sind eiförmig; Keimung wurde bei ihnen nicht beobachtet.

B. butyricus ist aërob und auf unseren gewöhnlichen Nährboden leicht züchtbar, wo er die Gelatine verflüssigt. In Zuckerlösungen (Dextrose, Rohrzucker, Milchzucker) bildet er Buttersäure.

Bacillus prodigiosus (Ehrenberg) Flügge. *Hostienblut, Wunderbakterie; Monas prodigiosa* Ehrenberg, *Micrococcus prodigiosus* Cohn.

Sehr kurze, oft isodiametrische Zellen mit abgerundeten Enden (0,5—1 μ lang, 0,5 μ breit); in der Regel kommen sie vereinzelt vor, können aber auch bisweilen zu kurzen Fäden vereinigt sein. Eine Zugabe von Weinsäure zu den Kulturen begünstigt die Bildung von Fadenformen (Wasserzug). Mitunter entstehen hefeartige Involutionsformen. Die Geisseln stehen zerstreut über die ganze Zelloberfläche; ihre Zahl ist sehr variabel, in der Regel aber nur eine geringe (Fig. 168). Endosporenbildung ist unbekannt.

Fig. 168. *Bacillus prodigiosus* (Ehrenberg) Flügge. Geisseltragende Zellen. 1000:1. (Nach Lehmann & Neumann.)

B. prodigiosus ist besonders durch die Bildung eines schönen hochroten Farbstoffs charakterisiert, der namentlich auf stärkehaltigen Substraten zu stande kommt. Diese Bakterie tritt hin und wieder spontan auf verschiedenen Nahrungs-

Digitized by Google

mitteln auf; ebenfalls sind die Berichte aus älteren Zeiten über die „blutende Hostie", die sich gelegentlich in den Kirchen zeigte und zu verschiedenerlei Aberglauben Veranlassung gab, wahrscheinlich einem spontanen Auftreten von *B. prodigiosus* zuzuschreiben („Wunderbakterie", „Hostienblut"). Leicht färbbar, wird nach Gram und Claudius entfärbt. Ein fakultativer Anaërobiont, der auf allen unseren üblichen Nährböden leicht züchtbar ist; das Optimum für Wachstum und Farbstoffentwickelung liegt bei 20°—24°. Verflüssigt die Gelatine unter gleichzeitiger Rotfärbung derselben. Am schönsten kommt der von *B. prodigiosus* gebildete Farbstoff in Kartoffelkulturen zu stande, wo sich schnell ein üppiger, blutroter Belag entwickelt, der stark nach Trimethylamin riecht. Der rote Farbstoff ist so gut wie ganz unlöslich in Wasser, aber löslich in absolutem Alkohol und Äther. Die Farbstoffbildung ist von äusseren Faktoren abhängig, so hört sie in Kulturen, die bei hohen Temperaturen gehalten werden oder denen Antiseptika zugesetzt sind, auf; selbst bei gewöhnlicher Zimmertemperatur kann die Fähigkeit, Farbstoff zu bilden, allmählich verloren gehen, in der Regel lässt sie sich aber durch Übertragung und fortgesetzte Züchtung auf Kartoffeln wieder gewinnen. Doch soll durch länger dauernde Züchtung bei 37° eine konstant farblose Varietät erzielt werden können (siehe auch 209, 248).

Bacillus kiliensis (Breunig, Lehmann & Neumann) Migula.

Schlanke, bewegliche Stäbchen (2,5 μ—5 μ lang und 0,7—0,8 μ breit). Sporenbildung ist unbekannt. Auf den gewöhnlichen Substraten leicht züchtbar. Bildet auf Kartoffeln purpurrote Belage. Der Farbstoff weicht von dem des *B. prodigiosus* durch seine Lösbarkeit in Wasser ab. Auch hier kann man durch Einwirkung hoher Temperaturen (51°—63°) mehr oder weniger konstante farblose Varietäten erzielen (s. p. 248).

In einer Wasserleitung in Kiel gefunden.

Digitized by Google

Rote Farbstoffe werden noch von mehreren anderen, zur Gattung *Bacillus* gehörigen, Arten gebildet (*B. berolinensis, carneus, indicus* u. s. w. siehe p. 206).

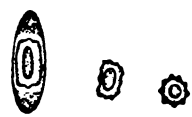
Bacillus synxanthus (Ehrenberg) Cohn.

Kurze bewegliche Stäbchen (1,1 μ lang, 0,85 μ breit). Sporenbildung unbekannt. Auf unseren gewöhnlichen Substraten leicht züchtbar. Verursacht Gelbfärbung in Milch. Ist in Wasser gefunden.

Gelbe Farbstoffe werden noch von mehreren anderen Arten der Gattung *Bacillus* gebildet (*B. constrictus, ochraceus, helvolus* u. s. w.).

Bacillus asterosporus (Arth. Meyer) Migula.

Bewegliche Stäbchen (3—6 μ lang, 1—1,3 μ dick), die vereinzelt oder zu kurzen Fäden verbunden vorkommen. Zahlreiche Geisseln sind über die ganze Zelloberfläche zerstreut. Unter Anschwellung bilden die Stäbchen eiförmige Sporen, die mit Längsleisten besetzt sind, so dass sie im optischen Durchschnitt sternförmig erscheinen (Fig 169). Ihre Keimung ist polar.



a b c

Fig. 169. *Bacillus asterosporus* (Arth. Meyer). a Sporentragende Zellen in optischem Längsschnitt, b Längs- und c Querschnitt einer Spore. a 2400 : 1. b und c 1800 : 1. (Nach Arth. Meyer.)

Fig. 170. *Bacillus tumescens* Zopf. Sporentragende Zelle, stark vergrössert. (Nach Arth. Meyer.)

Bacillus tumescens Zopf.

Die Zellen kommen vereinzelt oder zu Fäden verbunden vor und sind etwa 2 μ dick. Die ausgewachsenen Zellen sind oft breiter als lang (durchschnittlich 1,26 μ). Die ganze Zelloberfläche ist mit zerstreuten langen Geisseln versehen. Bildet glänzende ovale Sporen, die an jedem ein kurzes Spitzchen tragen. Ihre Keimung ist äquatorial. Wächst auf den üblichen Nährböden leicht.

Digitized by Google

Zuerst auf gekochten Rübenscheiben gefunden.

Bacillus leptosporus L. Klein.

Die Stäbchen sind 1—1,2 μ dick; sie kommen vereinzelt oder oft zu langen Fäden vereinigt vor, in denen Sporen-

Fig. 171. *Bacillus leptosporus* L. Klein.
Sporenkeimung ohne sichtbare Berstung der Sporenwand. 2000:1.
(Nach Migula.)

bildung stattfindet. Die Sporen sind lang und schmal, sie keimen ohne sichtbare Berstung der Wand (siehe Fig. 171).

Als gelegentliche Verunreinigung der Luft gefunden.

Bacillus inflatus A. Koch.

Zeichnet sich durch die Bildung von oft 2 Sporen in den Mutterzellen aus, diese nehmen eine typische *Clostridium*-Form an. Die Keimung der Sporen ist äquatorial.

Fig. 172. *Bacillus inflatus* A. Koch. Sporentragende Zellen. 2100:1.
(Nach A. Koch.)

Bacillus bipolaris Burchard zeichnet sich durch die bipolare Keimung der Sporen aus, d. h. die Keimstäbchen treten an beiden Polen hervor, so dass die Sporenwand sie wie ein ringförmiger Gürtel umschliesst.

Fig. 173. *Bacillus bipolaris* Burchard.
Keimende Sporen (bipolare Keimung). 1000:1.
(Nach Burchard.)

Digitized by Google

Bei **Bacillus loxosus** Burchard keimen die Sporen schräg, indem das Keimstäbchen aus der Sporenwand zwischen der Mitte und dem einen Pol hervortritt, und bei **Bacillus loxosporus** Burchard findet sich das eigentümliche Verhältnis, dass die Keimung polar ist, obgleich die Wand durch einen äquatorialen Riss berstet. Die eine Hälfte der Wand wird alsdann klappenförmig zurückgeschlagen, so dass das Keimstäbchen Platz erhält, in die Längsrichtung der Spore auszuwachsen.

Pseudomonas Migula.

Die Zellen sind cylindrisch, stabförmig, gerade oder schwach gebogen, frei oder zu Fäden verbunden, die gerade oder schwach und unregelmässig gebogen sind, nicht regelmässig schraubig wie bei *Microspira*. Sie sind mit polaren Geisseln versehen, die gewöhnlich in geriner Zahl (1—10, meist 1 oder 3—6) dem einen Ende der Zelle entspringen, und die Arten sind daher kürzere oder längere Zeit ihres Lebens beweglich. Endosporenbildung nur mit Sicherheit bei wenigen Arten bekannt.

Zur Gattung *Pseudomonas* gehört eine grosse Anzahl von Arten (ca. 75), von denen nur ganz wenige pathogene Bedeutung haben; alle fluoreszierenden Bakterien (siehe p. 206—207) gehören zur Gattung *Pseudomonas*, weiter gehören mehrere Lichtbakterien und Nitrobakterien hierher. Ferner stellen wir vorläufig hierher einige rote (chromophoren) Schwefelbakterien (*Monas* oder *Chromatium Okenii* u. s. w.), die im Äussern und im Verhalten der Geisseln den typischen *Pseudomonas*-Arten ähneln, obgleich sie vielleicht nicht mit diesen wirklich verwandt sind.

A. Farblose Arten.

Pseudomonas europaea (Winogradsky) Migula. *Nitrosomonas europaea* Winogradsky.

Kurze, oft fast isodiametrische Zellen (1,5—2 μ lang, 1 μ

Digitized by Google

dick) mit einer kurzen polaren Geissel. Sporenbildung ist unbekannt. Im Ruhezustande tritt diese Bakterie in der Form von rundlichen, recht konsistenten Zoogloeen auf. Gehört zur biologischen Gruppe der Salpeterbakterien (Nitrobakterien) und unter diesen wieder zu den Nitritbakterien (siehe p. 109—110 sowie 121—122), die die Ammoniaksalze zu Nitriten oxydieren.

Fig 174. *Pseudomonas europaea* (Winogradsky). 1000:1. (Nach Winogradsky.)

Wie die Nitratbakterien, wachsen die Nitritbakterien nicht auf den gewöhnlichen Nährböden, die organischen Kohlenstoff enthalten, sondern sie lassen sich unter ähnlichen Verhältnissen wie die nitratbildenden Arten (siehe p. 321) auf Substraten mit Zusatz von Ammoniaksalzen züchten; die letzteren werden alsdann zu Nitriten (nicht aber weiter zu Nitraten) oxydiert. In ihren übrigen Eigenschaften (Assimilation der Kohlensäure der Atmosphäre, die im Dunkeln geschieht, u. s. w.) verhalten sie sich wie die Nitratbakterien (siehe hierüber 109—110).

P. europaea findet sich überall im Erdboden, wo sie die Oxydation der Ammoniakverbindungen einleitet, welche später von den Nitratbakterien fortgesetzt wird, und deren Endstufe die Nitratbildung darstellt.

Fig. 175. *Pseudomonas avanensis* (Winogradsky). 1000:1. (Nach Winogradsky.)

Pseudomonas javanensis (Winogradsky) Migula. *Nitrosomonas javanensis* Winogradsky

ist ebenfalls eine Nitritbakterie, die der vorigen Art sehr ähnlich ist. Ihre Zellen sind kleiner, ungefähr isodiametrisch (0,5—0,6 μ im Durchmesser) und mit einer überaus langen (bis 30 μ), welligen Geissel versehen.

In javanischer Erde gefunden. Das

Digitized by Google

Nitrifikationsvermögen dieser Art ist nicht so gross wie das der europäischen.

Ausser den beiden von Winogradsky studierten *Pseudomonas*-Arten finden sich wahrscheinlich noch mehrere nitritbildende Bakterien. Stutzer hat in neuester Zeit einen Nitritbildner isoliert, der z. B. von den Arten Winogradskys dadurch abweichen soll, dass er unbeweglich ist, und dass ihm die Fähigkeit Zoogloeen zu bilden fehlt.

Pseudomonas javanica (Eijkmann) Migula, *Photobacterium javanense* Eijkmann
ist eine Lichtbakterie, die an Fischen an der Küste Javas gefunden wurde; sie besitzt stabförmige Zellen mit einer polaren Geissel. Leuchtet mit einem blaugrünen Licht. Das Optimum liegt hoch, zwischen 28—30°, in Übereinstimmung mit dem Vorkommen in tropischen Meeren.

B. Farbstoffbildende Arten.

Pseudomonas pyocyanea (Gessard) Migula, *„grüner* oder *blauer Eiter"*.

Die Stäbchen haben abgeflachte Enden, sind 2—3 μ lang und 0,6 μ dick, sie kommen gewöhnlich vereinzelt oder wenige zusammen vor und führen lebhafte Bewegungen aus; in Bouillon mit Zusatz von Borsäure wachsen sie zu langen Fäden aus, die zickzackförmig gebogen oder gewunden sind (Wasserzug, Charrin). Eine wellige Geissel von der doppelten Länge der Zelle ist vorhanden. Werden nach Gram und Claudius entfärbt. Sporenbildung ist unbekannt.

Fig. 176. *Pseudomonas pyocyanea* (Gessard). Geisseltragende Zellen aus einer Reinkultur. 1000:1. (Nach Migula.)

P. pyocyanea findet sich recht oft im Eiter von offenen Wunden, wo sie sogenannte „grüne oder blaue Eiterung" verursacht; in Wirklichkeit ist es aber nicht der

Digitized by Google

Eiter selbst, sondern die Verbandstoffe, die gefärbt werden. Die Bakterie wurde bei verschiedenen Krankheiten des Menschen beobachtet (Otitis, Ophthalmitis, Leiden unter septichämischen Symptomen u. s. w.; Folgekrankheiten nach Pyocyanea sind besonders späte Paresen, chronische Nephritis, Herzhypertrophie u. s. w.); doch ist sie gewöhnlich unschädlich, wenigstens Erwachsenen gegenüber; Kinder scheinen besonders disponiert zu sein. Den meisten unserer Versuchstiere gegenüber virulent. Durch Filtrate von Pyocyaneakulturen kann man gegen die Krankheit vaccinieren (Charrin).

Ein fakultativer Anaërobiont, der auf allen unseren üblichen Nährböden leicht züchtbar ist, wo er schon bei gewöhnlicher Zimmertemperatur wächst. In Kulturen auf Gelatine entstehen gelblichgrüne oder grünliche Kolonieen, die allmählich die Gelatine verflüssigen und dieser eine grüne, fluoreszierende Farbe verleihen (siehe p. 205—210 und p. 248). Die Farbstoffbildung findet nur unter Zutritt der Luft statt. Bei Züchtung unter Einfluss höherer Temperaturen oder bei Zusatz von Antisepticis verliert sich die farbstoffbildende Fähigkeit allmählich; dasselbe ist oft der Fall, wenn *P. pyocyanea* mit anderen Bakterienarten zusammen gezüchtet wird.

P. pyocyanea scheint überaus verbreitet zu sein.

Pseudomonas syncyanea (Ehrenberg) Migula, „Blaue Milch" (= *Bacillus cyanogenes* Flügge).

Die Stäbchen haben abgerundete Enden und sind 2—4 μ lang und ca. 0,7 μ dick; sie kommen gewöhnlich vereinzelt oder wenige zusammen vor, seltener in langen Fäden. Ein endständiges Geisselbüschel ist vorhanden. Werden nach Gram und Claudius entfärbt. Endosporenbildung findet angeblich statt; die Sporen sind endständig in den angeschwollenen Mutterzellen. Man hat gemeint, bei dieser Art Pleomorphie zu finden, was indes sich als unrichtig herausgestellt hat.

P. syncyanea verursacht die Blaufärbung der Milch; sie

Digitized by Google

bewirkt keine schädlichen Veränderungen der Milch, dieselbe wird aber als verkäufliche Ware unbrauchbar. Die Blaufärbung entwickelt sich nur in saurer Milch, in steriler Milch entsteht nur eine graue Farbe..

Ein fakultativer Anaërobiont, der auf den üblichen Nährböden leicht züchtbar ist; er wächst schon bei gewöhnlicher Zimmertemperatur. In Gelatine-Milchkulturen erzeugt er eine stahlgraue oder bräunliche Farbe, die in die Gelatine hinausdiffundiert, ohne dieselbe zu verflüssigen.

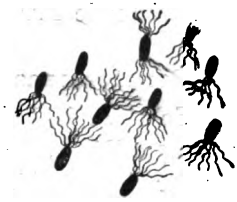


Fig. 177. *Pseudomonas syncyanea* (Ehrenberg) Migula (= *Bacillus cyanogenes* Flügge). Geisseltragende Zellen. 1000:1. (Nach Migula.)

P. syncyanea ist zu physiologischer Variation geneigt (s. p. 248); in Kulturen verliert sie leicht die Fähigkeit die Milch blau zu färben; bei Züchtung in sauren Substraten gewinnt sie aber diese Fähigkeit wieder.

Pseudomonas fluorescens (Flügge) Migula, *Bacillus fluorescens liquefaciens* Flügge.

Kurze gerade oder gekrümmte Stäbchen (1—2 μ lang, 0,3—0,5 μ breit), die vereinzelt oder zu Fäden vereint vorkommen. Durch ein endständiges Geisselbüschel führen sie sehr lebhafte Bewegungen aus. Schwer färbbar, wird nach Gram entfärbt. Sporenbildung unbekannt.

Ein fakultativer Anaërobiont, der auf unseren üblichen Nährböden leicht züchtbar ist; er gedeiht am besten bei 20—25°, wächst sehr schnell und unter einer energischen Verflüssigung der Gelatine und Ausscheidung eines grünen, fluoreszierenden Farbstoffes (siehe p. 206—207).

P. fluorescens findet sich zusammen mit anderen grünlich fluoreszierenden *Pseudomonas*-Arten (*P. Eisenbergii* Migula = *B. fluorescens non liquefaciens*, die sich durch Nichtverflüssigung der Gelatine unterscheidet, *P. putida* = *B. fluorescens putidus* u. a.) ganz allgemein verbreitet in Wasser, Luft, faulenden

Digitized by Google

Flüssigkeiten u. s. w.; eine grosse Anzahl der sogenannten „Wasserbakterien", die sich im Trinkwasser finden, sind fluoreszierende *Pseudomonas*-Arten.

Pseudomonas erythrospora (Cohn) Migula.

Schlanke lebhaft bewegliche Stäbchen von ca. 4 μ Länge und 0,5 μ Dicke, sie kommen vereinzelt vor oder sie wachsen vor der Sporenbildung zu langen Fäden aus, die eine Anzahl von grossen eiförmigen Sporen enthalten. Die Sporen sind deutlich rotfarbig.

Bei Zimmertemperatur leicht züchtbar; in Gelatinekulturen entstehen weissliche Kolonieen, während die umgebende Gelatine fluoresziert. Verflüssigung der Gelatine findet nicht statt.

In faulenden Flüssigkeiten, Wasser, Luft u. s. w. gefunden.

Fig. 178. *Pseudomonas macroselmis* Migula. Geisseltragende Zellen. 1000:1. (Nach Migula.)

Pseudomonas macroselmis Migula ist eine grünlich fluoreszierende Art die sich durch ihre überaus lange (bis 35 μ) endständige, wellige Geissel auszeichnet. Sie wurde im Wasser gefunden.

Pseudomonas violacea (Schröter) Migula, *Bactridium violaceum* Schröter.

Die Stäbchen sind 1—3 μ lang und 0,65 μ dick, mit abgerundeten Enden. Eine polare Geissel ist vorhanden. Sporenbildung ist nicht mit Sicherheit bekannt.

Ein fakultativer Anaërobiont, der bei gewöhnlicher Zimmertemperatur auf den üblichen Nährböden wächst, wo Verflüssigung der Gelatine stattfindet; er zeichnet sich durch die Entwicklung eines schönen dunkelvioletten Farbstoffs aus; derselbe wird gewöhnlich in der Zellwand aufgespeichert (eine parachromophore Bakterie siehe p. 43 und 205).

Digitized by Google

Gefunden im Wasser, wie mehrere andere Arten, die auch blaue oder violette Farbstoffe produzieren (*P. ianthina, coerulea, amethystina, berolinensis* u. a.). Auch rote und gelbe Farbstoffe werden von *Pseudomonas*-Arten gebildet.

Folgende rotfarbige (chromophore siehe p. 43—44 und p. 123—125) Schwefelbakterien reihen wir vorläufig der Gattung *Pseudomonas* ein, obgleich die Berechtigung hierzu zweifelhaft ist.

Pseudomonas (Chromatium) Okenii (Ehrenberg) Migula.

Die Zellen sind schön rot und enthalten rötliche Schwefelkörner; ihre Form ist sehr variabel; im allgemeinen ist sie cylindrisch, 2—3 mal so lang als dick und an den Enden plötzlich abgerundet, es kommen aber auch Individuen vor, die ungefähr isodiametrisch, und andere, die bis 13—14 mal so lang als breit sind; am häufigsten ist die Länge 10—15 μ, die Breite 5—6 μ. 1—3 polare Geisseln sind an den einen oder an beiden Polen vorhanden. Bei dieser Art kann man alle die pag. 38—40 beschriebenen Bewegungsweisen beobachten.

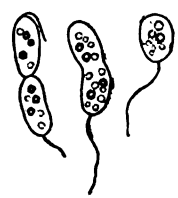


Fig. 179. *Pseudomonas Okenii* (Ehrenberg, Cohn) *Chromatium Okenii.* Zellen, z. T. in Teilung begriffen. 660:1. (Nach Warming.)

Kommt sowohl im süssen als im brackigen Wasser vor, z. B. an mehreren Stellen an unseren Küsten in Brackwasserpfützen und zwischen faulenden Tangen.

Bei *P. Okenii* hat Bütschli gemeint, eine Sonderung zwischen einer gefärbten wandständigen Protoplasmaschicht und einem ungefärbten Centralteil, dem sogenannten „Centralkörper ausfindig machen zu können; den letzteren hält er für eine Art primitiven Zellkern (siehe hierüber näher p. 28—29). Im Gegensatz zu Bütschli behauptet Alfr. Fischer, dass der rote Farbstoff nicht auf die wandständige Schicht beschränkt ist, sondern dass er den ganzen Zellinhalt gleichmässig durchsetzt.

Digitized by Google

Pseudomonas (Chromatium) vinosa (Ehrenberg).

Der vorigen Art ähnlich, weicht aber durch ihre weit geringere Grösse ab; die Zellen sind oval und an beiden Enden abgerundet, bis 5 μ lang und ungefähr 2 μ dick; vereinzelt scheinen sie farblos oder sehr schwach rötlich zu sein; sie bewegen sich oft sehr lebhaft; in unbeweglichem Zustande liegen sie in schön pfirsichroten Massen beisammen.

Kommt wie die vorige Art sowohl im süssen als auch im brackigen Wasser vor. Die Hauptmasse der Bakterien in den rotfarbigen faulenden Teilen, die an unseren Küsten so allgemein sind („roter Schlamm"), wird von dieser sowie einigen anderen nahe stehenden Arten ausgemacht.

Ausser den beiden erwähnten kennt man mehrere andere von Perty, Warming, Winogradsky beschriebene Arten.

3. Familie **Spirillaceae,** Schraubenbakterien.

Die Zellen sind cylindrisch und krumm (Teile einer Schraube). Die Zellteilungen geschehen nur nach einer Raumrichtung, und vor der Teilung strecken sich die Zellen in einer Richtung, die senkrecht zu der später gebildeten Scheidewand ist. Nach der Teilung können sich die Zellen entweder sofort trennen oder zusammenhängend bleiben, sodass hierdurch lange, schraubenförmige Fäden entstehen. Die meisten Arten sind beweglich.[1]) Bei der Gattung *Spirochaete*, deren Zellen sich durch ihre Flexilität auszeichnen (siehe p. 41—42), sind Bewegungsorgane unbekannt; bei *Microspira* und *Spirillum* kommen Geisseln vor, die stets polar sind. Endosporenbildung ist sehr selten, und nur bei ganz vereinzelten Arten (*Spirillum endoparagogicum* Sorokin) hat man die Keimung der Sporen beobachtet.

---

[1]) Nur wenige Arten, die von Migula zur Gattung *Spirosoma* gerechnet werden, sind stets unbeweglich.

Digitized by Google

Microspira Schröter, Migula.

Die Zellen sind kommaförmig gebogen oder schraubig gewunden, frei oder zu weniggliedrigen S-förmigen Zellverbänden oder auch zu langen, regelmässig schraubenförmigen Faden verbunden. Sie sind mit je einer (sehr selten mit mehreren und dann nur ganz wenigen) polaren, welligen Geissel versehen, und die Arten sind daher kürzere oder längere Zeit ihres Lebens beweglich. Endosporenbildung ist mit Sicherheit bei keiner Art bekannt.

Zur Gattung *Microspira* gehört eine grosse Anzahl von Arten, von denen eine als pathogen sehr wichtig ist (Cholera), ferner zahlreiche Wasserbakterien; von diesen sind nicht wenige Lichtbakterien, die sowohl im Meer als im süssen Wasser vorkommen.

Microspira Comma (R. Koch) Schröter, *Vibrio, Spirillum Cholerae Asiaticae*, Asiatische Cholera.

In morphologischer Beziehung sehr variabel (siehe p. 87) Die gewöhnlichste Form ist: kurze, kommaförmige Stäbchen von 2—3 μ Länge und ungefähr 0,5 μ Dicke, mitunter sind aber die Stäbchen weit kürzer, so dass sie sich der Kugelform nähern, mitunter weit länger (siehe Fig. 89 a—d), und in Bezug auf die Krümmung (die Höhe der Schraubenwindungen) herrschen auch grosse Verschiedenheiten vor. Gewöhnlich kommen die Zellen vereinzelt oder wenige zusammen in S-förmigen Figuren vor, sie können aber auch zu sehr langen, sehr regelmässigen Schrauben mit gewöhnlich engen Windungen herauswachsen (namentlich lässt sich dieses in Kulturen in „hängenden Tropfen", siehe p. 87, beobachten). In älteren Kulturen entstehen leicht Involutionsformen von

Fig. 180. *Microspira Comma* (Koch).
Geisseltragende Zellen aus einer Reinkultur. 1000:1.
(Nach Migula.)

Digitized by Google

dem verschiedenartigsten Aussehen (kugelig, spindel- oder flaschenförmig angeschwollenen Zellen, unregelmässig gewundene oder angeschwollene Zellen u. s. w. Die Beweglichkeit ist in der Regel gross; eine wellige oder spiralig gewundene, polare Geissel (seltener 2—3) ist vorhanden. Sporenbildung ist unbekannt und die öfters wiederholten Angaben über Vorkommen von Sporen haben sich als unrichtig herausgestellt (z. T. durch die oft auftretenden Polkörner erklärlich, siehe p. 26—27). Die Zellen werden mit allen gewöhnlichen Farbstoffen leicht gefärbt, nach Gram und Claudius aber entfärbt.

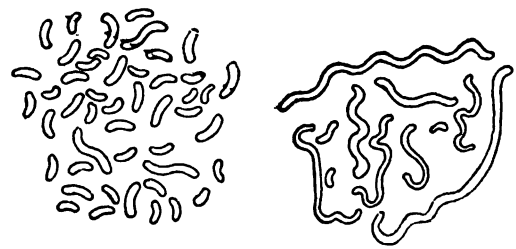


Fig. 181. *Microspira Comma* (Koch).
a einzelne Zellen und kurze Zellverbände, b längere schraubenförmige Zellverbände nebst Involutionsformen. 1000:1. (Nach Migula.)

M. Comma ist Erreger der asiatischen Cholera und kommt während der Krankheit so gut wie ausschliesslich im Darminhalt vor, aus dem die Bakterien auch in die Schleimhaut des Darms hineindringen. Bei intensiven und frischen Fällen von Cholera kommt *M. Comma* in ausserordentlicher Menge im Darminhalt vor, der Reiswasser ähnlich aussieht und kann sogar fast in Reinkultur vorhanden sein, indem sie das Wachstum aller gewöhnlichen Darmbakterien unterdrückt hat. Von unseren Versuchstieren sind besonders Meerschweinchen empfänglich; sie können entweder durch intraperitoneale Injektion oder durch Einführung der Bakterien in den Verdauungskanal infiziert werden.

Ein fakultativer Anaërobiont, der auf allen unseren üblichen

Digitized by Google

Nährböden züchtbar ist, wo Wachstum schon bei gewöhnlicher Zimmertemperatur stattfindet (Minimum 8—12°, Optimum 37°, Maximum 40°). Er reduziert Nitrate zu Nitriten und bildet Indol; hierauf beruht die sogenannte Cholerarot- oder Nitroso-Indol-Probe, die darin besteht, dass man zu Reinkulturen in Peptonlösungen mit salpetersaurem Natron chemisch reine, verdünnte Salzsäure hinzusetzt; kurz nachher nimmt die Kultur eine rote Farbe an, die nach Verlauf einiger Zeit an Stärke zunimmt (Unterschied von ähnlichen Arten). Das meist charakteristische Wachstum zeigt *M. Comma* auf Gelatineplatten

Fig. 182. *Microspira Comma* (Koch). Plattenkultur auf Gelatine. a nach 20, b nach 30, e nach 36, d nach 48 stündigem Wachstum nach der Aussaat. In d ist die Kolonie in die durch die Verflüssigung der Gelatine entstandene Vertiefung hinabgesunken. Natürliche Grösse. (Nach Flügge.)

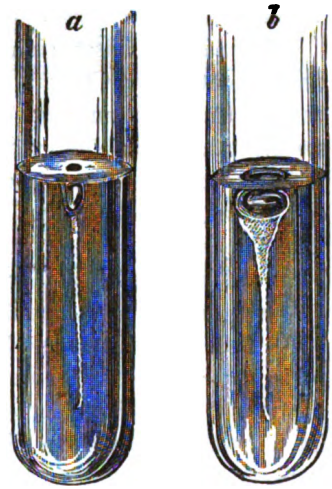


Fig. 183. *Microspira Comma* (Koch). Gelatinestichkulturen; a ist 2, b 4 Tage alt. Natürliche Grösse. (Nach Flügge.)

und in Gelatinestichkulturen. Die Kolonieen auf Gelatineplatten erscheinen nach Verlauf von ein paar Tagen (bei 20°) als kleine weissliche oder gelblichweisse Scheiben mit gezacktem oder ausgebuchtetem Rande, körniger Oberfläche und einem eigentümlichen glasartigen Glanz; allmählich werden sie vergrössert und die Gelatine fängt an sich zu verflüssigen, sodass eine kleine, trichterförmige, mit Flüssigkeit gefüllte Einsenkung entsteht, an derem Boden die Kolonie liegt. In Ge-

Digitized by Google

latinestichkulturen findet an der Oberfläche schnell Verflüssigung statt unter Bildung einer trichterförmigen Vertiefung, die die verflüssigte Gelatine enthält und unter der sich die Kultur sammelt; da von der verflüssigten Gelatine Verdampfung stattfindet, so bildet sich im oberen Teil der Vertiefung ein lufterfüllter Raum. Längs dem Impfstich abwärts schreitet die Verflüssigung nur langsam fort.

M. Comma lässt sich leicht aus den reiswasserähnlichen Exkrementen der Cholerapatienten herauszüchten; gewöhnlich benutzt man hierzu erst eine Kochsalz-Peptonlösung, in der sie im Laufe von 6—12 Stunden vor den anderen Fäcesbakterien einen Vorsprung gewinnt und sich an der Oberfläche der Flüssigkeit sammelt. Als Saprophyt gedeiht sie gut auf künstlichen Substraten; in älteren Kulturen nimmt doch ihre Virulenz an Stärke ab, was auch der Fall ist, wenn sie bei 39° und reichlicher Luftzufuhr gezüchtet wird.

Ausser im Darm und in den Exkrementen der Cholerapatienten kommt *M. Comma* unter natürlichen Verhältnissen auch hin und wieder unter Choleraepidemieen als Saprophyt im Wasser (Flusswasser, Teichen u. s. w.) vor, und es wurde experimentell nachgewiesen, dass Bakterien sich längere Zeit im Wasser lebensfähig erhalten können (jedenfalls 30 Tage nach Koch). Gegen schädliche äussere Einwirkungen (Austrocknung, hohe Temperaturen) sind die Cholerabakterien nur wenig resistent; so werden sie schon bei 52° nach Verlauf von 10 Minuten getötet und Versuche haben erwiesen, dass eine 3—4 stündige Austrocknung hierzu ebenfalls genügte. Die gewöhnlichen Antiseptika töten selbst in starker Verdünnung schnell die Kulturen von *M. Comma*, und in faulenden Flüssigkeiten, Fäkalien u. s. w. gehen sie in der Regel bald zu Grunde, indem sie von anderen Bakterienarten unterdrückt werden.

Durch subkutane Injektion von Cholerabakterien kann man eine künstliche Immunität Cholera gegenüber hervorrufen (eine kürzer oder länger dauernde natürliche Immunität wird nach überstandener Krankheit erworben), und dies gilt sowohl für Mensche als auch für die empfänglichen Versuchstiere (Meerschweinchen,

Digitized by Google

Kaninchen u. s. w.), deren Blutserum alsdann baktericide Wirkung erlangt (Anti-Cholera-Serum).

Schon Davaine sah zahlreiche verschiedene Parasiten im Darm der Choleropatienten, verstand aber ihre Bedeutung nicht, und das Kontagium wurde erst 1883 von R. Koch gefunden. Ausser den echten Koch'schen Cholerabakterien finden sich (im Wasser und im Darm sowohl bei kranken als auch bei gesunden Menschen) viele andere *Microspira*-Arten, die der *M. Comma* in ihren morphologischen und kulturellen Verhältnissen in hohem Grade ähnlich sind (die sogenannten Pseudo-Cholerabakterien). Die meisten dieser Arten, von denen einige im folgenden erwähnt werden, sind unschädlich, einige aber doch für Tiere pathogen, und nach ihrer Entdeckung hat sich gezeigt, dass es schwieriger ist eine sichere bakteriologische Choleradiagnose zu stellen als Koch ursprünglich meinte. Man wendet hierzu oft Pfeiffer's Reaktion an, die darin besteht, dass echte Cholera-Spirille, wenn sie zusammen mit Anti-Cholera-Serum (eines immunisierten Tieres, siehe oben) in die Bauchhöhle eines jungen Meerschweinchens injiziert werden, sehr bald unter Einwirkung des Anti-Cholera-Serums in Körnchen zerfällt, die zuletzt gelöst werden; dieses ist nicht der Fall, wenn Anti-Cholera-Serum zusammen mit anderen choleraähnlichen Arten injiziert wird, die sich also hierdurch von *M. Comma* unterscheiden lassen (spezifische Immunitätsreaktion).

Microspira Metchnikowi (Gamaleïa) Migula, *Vibrio Metchnikowi* Gamaleïa
ist eine Pseudocholerabakterie, die morphologisch und kulturell *M. Comma* überaus ähnlich ist (die Zellen sind doch gewöhnlich etwas kürzer, dicker und mehr gekrümmt). Im Gegensatz zu diesem ist sie in hohem Grade für Tauben pathogen (auch für Hühner und Meerschweinchen). Ihre Kulturen unterscheiden sich durch ein schnelleres Wachstum als die der *M. Comma*; ebenfalls wird die Gelatine schneller verflüssigt. Sie reduziert Nitrate zu Nitriten, und peptonhaltige Kulturen geben Nitroso-Indol-Reaktion. Wie bei *M. Comma* werden die Zellen nach Gram und Claudius entfärbt.

Durch subkutane oder intraperitoneale Einimpfung in Meerschweinchen von durch Kochen getöteten Bouillonkulturen erreichen die Tiere nach Verlauf von ein paar Wochen Immunität.

Digitized by Google

Microspira Finkleri Schröter, *Vibrio, Spirillum Fiukler-Prior, Vibrio-Proteus*
ist ebenfalls *M. Comma* bedeutend ähnlich; ihre Zellen sind in der Regel etwas dicker und länger. In den Kulturen wächst sie noch schneller als *M. Metchnikowi* und verflüssigt auch die Gelatine weit schneller als die beiden vorhergehenden Arten; in Stichkulturen findet längs dem ganzen Impfstich schnelle Verflüssigung statt. Giebt keine Nitroso-Indol-Reaktion.

Mit Unrecht hat man sie als Erreger der Cholera nostras angesehen; sie ist pathogen für Meerschweinchen, allein, wie es scheint, nicht für Menschen.

Microspira tyrogena (Denecke), Migula, *Spirillum tyrogenum* Denecke
ist eine Pseudocholerabakterie, die in Käse gefunden wurde; sie ist nicht pathogen. Von den zahlreichen anderen unschädlichen Pseudocholerabakterien mögen hier nur folgende erwähnt werden: *M. berolinensis, danubica, aquatilis* u. s. w., die sämtlich Wasserbakterien sind und *M. Comma* sehr nahe stehen, ferner

Microspira Dunbari Migula, *Vibrio Dunbar* Autt., *Vibrio phosphorescens* Flügge,
die in Flusswasser (in der Elbe, Spree, im Rhein u. s. w.) gefunden wurde. Sie ist durch die Phosphoreszenz ihrer Kulturen charakterisiert und gehört somit zu den Lichtbakterien. Ihr Licht ist bläulichgrün, die Leuchtfähigkeit kann sich aber nach einer länger dauernden künstlichen Züchtung allmählich verlieren. *M. Dunbari* besitzt keine pathogenen Eigenschaften.

Microspira Dunbari ist die einzige phosphoreszierende *Microspira*-Art, die man bis jetzt aus dem süssen Wasser kennt. Im Salzwasser finden sich viele Arten (von B. Fischer und Beijerinck unter dem Gattungsnamen *Photobacterium* beschrieben) sowohl in temperierten als auch in tropischen Meeren. Hier wollen wir nur ein paar derselben erwähnen.

Digitized by Google

Microspira luminosa (Beijerinck) Migula, *Photobacterium luminosum* Beijerinck.

In morphologischer Beziehung der *M. Comma* sehr ähnlich; im übrigen ist sie aber wie diese sehr variabel und bildet leicht Involutionsformen. Das Leuchtvermögen ist nur schwach; das Licht ist silberglänzend mit einem gelblichen Anflug. Verflüssigt die Gelatine.

In der Nordsee und bei Australien gefunden.

Microspira caraïbica (B. Fischer) Migula

ist eine sehr lebhaft bewegliche tropische Art, die B. Fischer auf der deutschen Planktonexpedition untersucht hat. Sie leuchtet mit einem kräftigen grünlichen Licht (Optimum hierfür bei ca. 27°). Verflüssigt die Gelatine nicht. Andere von B. Fischer gefundene Arten sind *M. coronata, annularis, delgadensis* u. s. w. (siehe auch p. 199—202).

Spirillum Ehrenberg, Migula.

Die Zellen sind kommaförmig gebogen oder schraubig gewunden, frei oder zu langen, gegliederten, regelmässig schraubig gewundenen Fäden verbunden. Sie sind mit einem polaren Büschel von kreisförmig bogigen Geisseln versehen (lophotrich siehe p. 33) und sind daher kürzere oder längere Zeit ihres Lebens beweglich. Endosporenbildung wurde bei vereinzelten Arten beschrieben (*S. endoparagogicum, sporiferum*).

Von der Gattung *Spirillum* ist bis jetzt nur eine recht geringe Anzahl von Arten bekannt, von denen keine eine wesentliche (pathogene oder anderweitige) Bedeutung hat; die meisten Arten kommen in Wasser oder faulenden Flüssigkeiten vor und sind noch nicht in einwandsfreien Reinkulturen gezüchtet worden. Mehrere rote Schwefelbakterien gehören hierher.

Spirillum rubrum v. Esmarch.

Die Zellen sind 1—1,2 μ dick und schraubig gebogen; sie

Digitized by Google

sind gewöhnlich zu langen, regelmässig schraubig gewundenen Fäden verbunden, die besonders in Bouillonkulturen zu stande kommen; die Höhe der Schraubenwindungen ist sehr variabel. An den Polen der Zelle sitzt ein Büschel von kreisförmig oder S förmig gebogenen Geisseln.

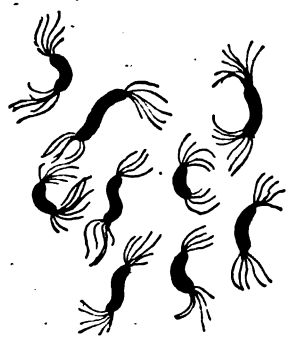


Fig. 184. *Spirillum rubrum* v. Esmarch. Geisseltragende Zellen aus einer Reinkultur. 1000:1. (Nach Migula.)

Ein fakultativer Anaërobiont, der auf allen unseren üblichen Nährböden züchtbar ist, wo er schon bei gewöhnlicher Zimmertemperatur wächst. Produziert einen weinroten Farbstoff, der in Gelatinestichkulturen längs dem Impfstich unter der Oberfläche besonders schön entwickelt wird; an der Oberfläche entsteht ein grauer oder graurötlicher Belag. Der Farbstoff entsteht nur, wenn freier Sauerstoff nicht gegenwärtig ist (siehe p. 209). Wächst langsam, ohne die Gelatine zu verflüssigen.

In einer verfaulten Maus gefunden.

Spririllum concentricum Kitasato.

Bildet kurze Schrauben mit zugespitzten Enden. Die Zellen sind ungefähr 1 μ dick und an den Polen mit einem Büschel von zahlreichen S-förmig gekrümmten Geisseln versehen. Der Durchschnitt der Schrauben ist 2—2,5 μ, ihre Höhe 3,5—4 μ, in der Regel sind sie kurz (mit 2—3 Windungen), können aber auch zu längeren schraubenförmigen Fäden auswachsen.

Ihre Kolonieen auf Gelatineplatten sind charakteristisch, weisslich oder grau, rund und von mehreren konzentrischen Ringen zusammengesetzt „Kokardenkolonieen". Die Gelatine wird nicht verflüssigt.

In faulendem Blut gefunden.

Digitized by Google

Spirillum endoparagogicum Sorokin.

Tritt in der Form von Schrauben, die aus mehreren Zellen bestehen, auf und besitzt 2—3 Windungen. Vor den meisten anderen Spirillen zeichnet sie sich durch Bildung von

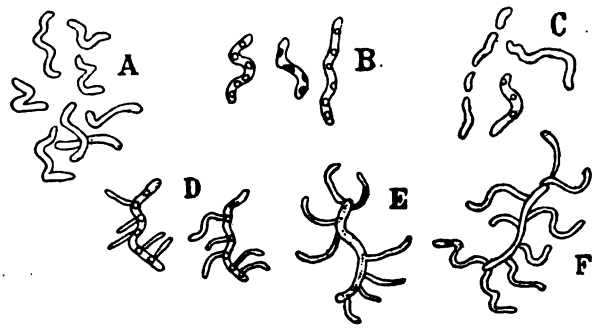


Fig. 185. *Spirillum endoparagogicum* Sorokin.
A Vegetation; B, C sporentragende Zellen; in D, E, F keimen die in den Schrauben enthaltenen Sporen, wodurch die Schrauben scheinbar verästelt werden. 1375:1. (Nach Sorokin.)

Sporen aus, die, während sie noch in den Mutterzellen eingeschlossen sind, keimen; die Richtung der Keimstäbchen ist senkrecht zu der Mutterzelle, und dabei gewinnt es den Anschein, als wenn die schraubenförmigen Fäden senkrecht abstehende Zweige besässen.

Spirillum sporiferum Migula.

Schwach gewundene Schrauben mit 2—4 Windungen und polaren Büscheln von langen gebogenen Geisseln. Anfangs führen sie lebhafte Bewegungen aus, treten aber darauf in Ruhezustand, indem gleichzeitig eine bedeutende Gliederung in Zellen deutlich wird. In jeder Zelle entsteht eine rundliche oder ovale Spore, die eben so breit als die Mutterzellen ist, aber nur halb so lang. Keimung der Sporen wurde nicht beobachtet.

Spirillum desulfuricans Beijerinck.

Die Schrauben sind schwach gewunden mit gewöhnlich

Digitized by Google

nur $^1/_2$—1 Windung. Sie sind ungefähr 4 μ lang und ca. 1 μ dick. Führt recht lebhafte Bewegungen aus.

Nach Beijerinck ein obligater Anaërobiont, der Sulfate zu Sulfiden reduziert; wächst nicht auf Gelatine, lässt sich aber ohne Zutritt der Luft in sulfathaltigen Flüssigkeiten züchten.

In Wasser gefunden.

Spirillum undula (O. Fr. Müller) Ehrenberg.

Sehr variabel. Bildet gewöhnlich kurze V-förmige Schrauben von $^1/_2$—1 Schraubenwindung, seltener von $1^1/_2$—3. Die Zellen sind in der Regel 0,6—1,3 μ dick. Die Steilheit der Windungen ist sehr verschieden (die Höhe beträgt 3—10,5 μ, der Durchschnitt $^3/_4$ bis ca. $^1/_{10}$ der Höhe). Das Plasma ist grau, selten etwas gekörnelt. An den Polen sitzt ein Büschel von leicht gebogenen Geisseln. Die Bewegungen sind gewöhnlich sehr lebhaft; unter Achsenumdrehung schiessen die Spirillen hin und zurück, indem das Vorderende zum Hinterende wird. Mitunter schwirren sie wie ein Kreisel um das eine Ende.

Allgemein in faulenden Flüssigkeiten sowie im Süss-, Brack- und Salzwasser.

Fig. 186. *Spirillum undula* (O. Fr. Müller). 660:1. (Nach Warming.)

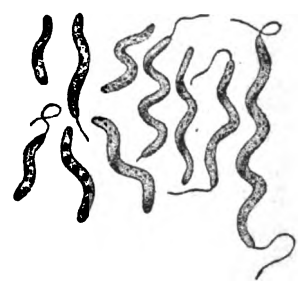


Fig. 187. *Spirillum volutans* Ehrenberg. 660:1. (Nach Warming.)

Spirillum volutans Ehrenberg.

Eine sehr grosse, etwas plumpe Art, die oft regelmässige

Digitized by Google

Schrauben bildet, deren Höhe 9—13 μ beträgt und deren Diameter zwischen 1,5—4 μ variiert. Die Zellen sind etwa 2 μ dick, und ihre Enden sind in der Regel etwas verjüngt und hierauf gleichmässig abgerundet. Das Plasma ist grau und enthält konstant einige grobe Körner. An den Polen sitzt ein Büschel von recht langen Geisseln (in der Figur nur 1 sichtbar). Die Bewegungen sind die gewöhnlichen Schraubenbewegungen und können sehr lebhaft sein.

Kommt in faulenden Flüssigkeiten und im Sumpfwasser vor; tritt ausserdem in Salz- und Brackwasser an mehreren unserer Küsten auf, gehört aber zu den selteneren Arten.

Spirillum tenue Ehrenberg.

Bildet lange, regelmässig gewundene Schrauben, gewöhnlich von 3,5—4 μ Höhe und einem kaum halb so grossen Durchmesser (bisweilen sind sie noch steiler). Die Dicke der Zellen ist kaum 1 μ. Ein polares Büschel von leicht gebogenen Geisseln ist vorhanden.

In Sumpfwasser und faulenden Flüssigkeiten allgemein, ausserdem an den Küsten in Salz und Brackwasser gefunden.

Fig. 188. *Spirillum tenue* Ehrenberg. 660:1. (Nach Warming.)

Spirillum serpens (O. Fr. Müller) Winter, *Vibrio serpens* O. Fr. Müller.

Bildet feine sehr flache Schrauben mit gewöhnlich nur 1—2 Windungen (Höhe 8—12 μ, Durchmesser 1,2—3 μ; die Dicke der Zellen ist 0,5 μ. Ein polares Geisselbüschel ist vorhanden. In Wasser, faulenden Flüssigkeiten u. s. w. gemein.

Fig. 189. *Spirillum serpens* (O. Fr. Müller). 660:1. (Nach Warming.)

Spirillum (Thiospirillum) sanguineum (Ehrenberg)

Digitized by Google

Cohn, *Ophidomonas sanguinea* Ehrenberg, *Thiospirillum sanguineum* Winogradsky
ist eine rotfarbige Schwefelbakterie (siehe pag. 43—44, 110—111, 123—125). Die Zellen sind 3—4 μ dick mit einem blassroten, fein körnigen Plasma, das zahlreiche glänzende, rötliche Schwefelköner von 1—1,2 μ Durchmesser enthält. Der Körper ist cylindrisch, an den Enden abgerundet und regelmässig (linksläufig) schraubig gewunden. Die Zahl der Windungen ist $^1/_2$—3, ihre Höhe 15—30 μ und der Durchmesser gewöhnlich $^2/_3$—$^1/_2$ der Höhe; zuweilen sind die Win-

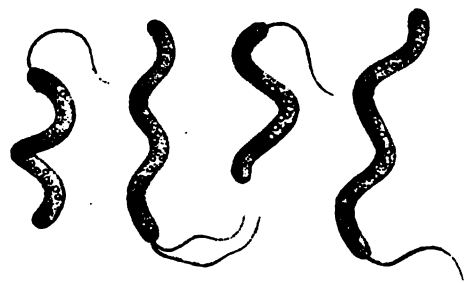


Fig. 190. *Spirillum (Thiospirillum) sanguineum* (Ehrenberg). 660:1. (Nach Warming.)

dungen jedoch bedeutend steiler. Die Länge der Schrauben variiert sehr; sie kann 65 μ erreichen, ist aber in der Regel bedeutend kleiner. Polare Geisselbüschel sind vorhanden, und die Individuen sind sehr lebhaft beweglich; sie bewegen sich unter Achsenumdrehung vor- und rückwärts in den verschiedensten Richtungen, oder sie schwirren wie Kreisel um das eine Ende u. s. w.; überhaupt eignet sich diese Riesenform vorzüglich zum Studium der Bewegungen der Bakterien.

Kommt mit anderen Schwefelbakterien weit verbreitet in Salz- oder Brackwasser vor, wo Tange u. s. w. unter Schwefelwasserstoffentwickelung verfaulen; ist z. B. bei Kopenhagen ganz gewöhnlich. Eine etwas kleinere Form kommt im süssen Wasser vor. Mehrere andere Arten von Schwefelspirillen kommen an den dänischen Küsten vor, z. B. *Spirillum Rosen-*

Digitized by Google

bergii Warming, eine kleinere Art, deren Zellen ein dunkles mit grossen Schwefelkörnern vollgepfropftes Plasma enthält, *Spirillum violaceum* Warming u. s. w. Ausserdem möge *Spirillum jenense* (= *Ophidomonas jenensis* Ehrenberg), das *Spirillum sanguineum* sehr nahe steht und im Süsswasser vorkommt, erwähnt werden.

Spirochaete Ehrenberg.

Die Zellen sind schraubig gewunden, unbegeisselt, aber sehr flexil, und bewegen sich in schlangenartigen Buchtungen (wie die blaugrünen Parallelformen der Gattung *Spirulina*) Endosporenbildung ist unbekannt.

Die Gattung *Spirochaete* enthält nur eine geringe Anzahl von Arten, von denen ein paar pathogen sind. Es ist fraglich ob die *Spirochaete*-Arten mit den übrigen Bakterien verwandt sind, eher scheinen sie sich den Cyanophyceen zu nähern. Züchtung ist bei keiner *Spirochaete*-Art gelungen.

Spirochaete Obermeieri Cohn, *Spirochaete febris recurrentis* Autt.

Tritt in Form von unregelmässig welligen oder schraubigen Fäden von einer Länge von 10—14 μ und einer Dicke von

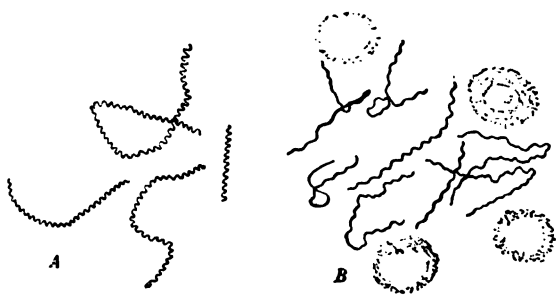


Fig. 191. A. *Spirochaete plicatilis* Ehrenberg; B *Spirochaete Obermeieri* Cohn. 1000:1. (Nach Migula.)

0,4 μ auf; eine Gliederung in Zellen hat man bei dieser Art nicht nachweisen können. Die Schrauben sind häufig unregel-

Digitized by Google

mässig gebogen und verschlungen. Werden leicht mit den üblichen Farbstoffen gefärbt. Die Fäden führen schlangenartige Bewegungen aus, sie krümmen und winden sich auf die verschiedenste Weise und führen gleichzeitig wie die Spirille Schraubenbewegungen aus.

Sie ist unzweifelhaft Ursache der Febris recurrens (Rückfallfieber), bei der man sie massenhaft im Blut, aber nur während der Fieberanfälle nachweisen kann; zwischen denselben ist sie verschwunden. Durch Einimpfung von *Spirochaete*-haltigem Blut in gesunde Individuen hat man bei diesen Rückfallfieber hervorrufen können. Pathogen für Menschen und Affen.

Spirochaete anserina Saccharoff
wurde als Ursache von Epidemieen bei Gänsen in Trans-Kaukasien nachgewiesen. Sie ist *Sp. Obermeieri* ganz ähnlich und findet sich wie diese nur im Blut der kranken Tiere.

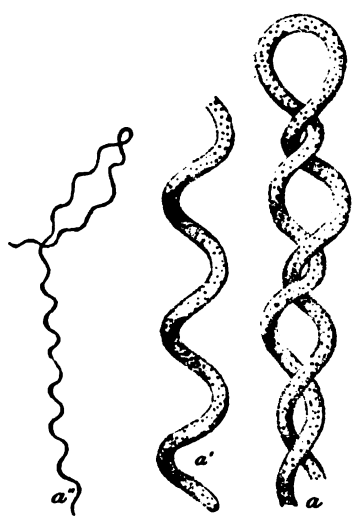


Fig. 192. *Spirochaete gigantea* Warming. a'' 166:1; a, a' 660:1. (Nach Warming.)

Spirochaete dentium Koch
findet sich oft im Zahnschleim; sie ist ebenfalls *Sp. Obermeieri* sehr ähnlich, ist aber kürzer und dünner.

Spirochaete plicatilis Ehrenberg.

Bildet lange regelmässige Schrauben (0,3 μ dick bis 50 μ lang) mit teils engeren, teils weiteren Schraubenwindungen. Sie sind überaus lebhaft beweglich und führen die gewöhnlichen *Spirochaete*-Bewegungen aus. Kommt allgemein in Sumpfwasser vor.

Digitized by Google

Spirochaete gigantea Warming

ist eine riesige Art mit grauem, fein körnigem Inhalt und plötzlich abgerundeten Enden, die Dicke ist ungefähr 3 μ. Steile nach links gewundene Schrauben mit einer Höhe von ca. 25 μ und einem Durchmesser von ca. 7—9; sie können bis 16 Windungen besitzen. Sie ist wie die übrigen *Spirochaete*-Arten flexil, jedoch in geringerem Grade; unter langsamer Achsenumdrehung buchtet sie sich ruhig umher und windet sich oft schliesslich um sich selber.

Findet sich an mehreren Stellen der dänischen Küsten in Brackwasser zusammen mit Schwefelbakterien zwischen faulenden Tangen.

II. Trichobacterinae s. Alfr. Fischer.

Fadenbakterien, höher stehende Bakterien.

Die Individuen bestehen aus mehrzelligen Fäden, die bei den meisten einfach, bei einigen pseudodichotomisch verzweigt sind (*Cladothrix*). In der Regel sind die Fäden von einer festen Gallertscheide umgeben (ausgenommen bei *Beggiatoa*). Vermehrung findet durch Bildung von Gonidien statt (siehe p. 65—70), die bei allen Gattungen ausser *Beggiatoa* bekannt sind; am häufigsten sind die Gonidien unbeweglich und werden vom Wasser, in dem sie leben, passiv herumgeführt; seltener sind sie beweglich, entweder durch Geisseln (*Cladothrix*), oder sie führen ähnliche oscillierende Bewegungen (siehe p. 41—42) aus wie Fortpflanzungsorgane (Hormogonien) bei den Cyanophyceen (*Thiothrix*). Endosporenbildung fehlt bei dieser Gruppe vollständig; die Gonidien wachsen ohne Ruhestadium zu vegetativen Fäden aus.

Die verwandtschaftlichen Verhältnisse der *Trichobacterinae* sind nicht klar, mit *Haplobacterinae* ist kaum eine nahe Verwandtschaft anzunehmen, eher scheinen die *Trichobacterinae* sich den blaugrünen Algen, den Cyanophyceen zu nähern, unter denen man

Digitized by Google

ganz dieselben äusseren Gestalten wiederfindet. So entspricht

d. Bakterieng.	*Chlamydothrix* Migula	d. Algeng.	*Lyngbya*,
„ „	*Crenothrix* Cohn	„ „	*Chamaesiphon.*
„ „	*Beggiatoa* Trevisan	„ „	*Oscillatoria.*
„ „	*Thiothrix* Winogradsky	„ „	*Lyngbya.*
„ „	*Phragmidiothrix* Engler	„ „	*Chamaesiphon.*
„ „	*Cladothrix* Cohn	„ „	*Plectonema.*
„ „	*Streblotrichia* Guignard	„ „	*Amphithrix.*
„ „	*Sarcinastrum* Lagerheim	„ „	*Pleurocapsa.*

Ob diese äusseren Formähnlichkeiten mit einer wirklichen Verwandtschaft gleichbedeutend sind, muss doch als zweifelhaft hingestellt werden; mit Sicherheit lässt sich nur vermuten, dass *Beggiatoa* und *Oscillatoria* nahe verwandt sind, denn wir finden in diesen beiden Gattungen[1]) ausser ganz denselben Formen zugleich dieselbe eigentümliche Bewegungsweise, die bei keinem anderen Organismus als bei den Bakterien und den Cyanophyceen bekannt sind, und es liegt somit nahe, die *Beggiatoa*-Arten als farblose *saprophytische Oscillatorien* aufzufassen.[2])

Unter den anderen Gattungen der *Trichobacterinae* ist *Cladothrix* (die Art *C. dichotoma*) eine der best untersuchten und namentlich die einzige, die man hat reinzüchten können. Bei dieser finden wir ganz dieselben Formen wie bei der Cyanophyceengattung *Plectonema* (gegliederte, pseudodichotomische Fäden, die in einer Gallertscheide eingeschlossen sind, so dass man auch hier Verwandtschaft vermuten könnte). Hiergegen spricht aber der ganz wesentliche Umstand, dass *Cladothrix* Vermehrungszellen besitzt, die mit echten Geisseln versehen sind, während diese bei *Plectonema* und allen anderen Cyanophyceen vollständig unbekannt sind.

---

[1]) Möglicherweise ist dasselbe mit der Gattung *Thiothrix* der Fall, die uns nur durch die Beschreibung Winogradskys bekannt ist, und der Cyanophyceengattung *Lyngbya*.

[2]) Ausserdem kennen wir *Oscillatoria*-Arten, die nur äusserst schwach gefärbt sind.

Digitized by Google

Alles in allem müssen wir uns daher mit der Konstatierung der Thatsache begnügen, dass die farblosen (saprophytischen) Fadenbakterien unter denselben äusseren Formen als die farbstoffhaltigen (assimilierenden) Cyanophyceen auftreten, ohne dass als entschieden betrachtet werden darf, ob eine wirkliche Verwandtschaft zwischen ihnen vorliegt (ausser zwischen *Beggiatoa* und *Oscillatoria*). Ferner möge eben erwähnt werden, dass es übrigens zweifelhaft ist, ob die *Trichobacterinae* eine homogene Abteilung sind; so steht die Gattung *Cladothrix* sehr isoliert durch ihre Geisseln, die sonst innerhalb der Gruppe nicht bekannt sind, und ob die Schwefelkörner führenden Arten der Gattungen *Beggiatoa* und *Thiothrix* mit den schwefelfreien natürlich zusammengehören, ist auch sehr problematisch.

Im folgenden wollen wir nur die meist charakteristischen und die am besten untersuchten Formen erwähnen.

1. Familie **Chlamydobacterinae,** Scheidenbakterien.

Die Fäden sind unbeweglich, steif; sie bestehen aus cylindrischen Zellen und sind in röhrenförmige Gallertscheiden eingeschlossen. Die Vermehrung geschieht dadurch, dass sich die vegetativen Zellen aus ihrer gegenseitigen Verbindung lösen und aus den Scheiden als bewegliche oder unbewegliche Gonidien heraustreten. Dieselben entwickeln sich ohne Ruheperiode zu neuen vegetativen Fäden.

Die Arten, die sich augenblicklich nicht scharf von einander abgrenzen lassen, da man sie mit Ausnahme von *Cladothrix dichotoma* nicht hat reinzüchten können, kommen im Wasser, und zwar sowohl im Süsswasser (in Teichen, Seeen und Flüssen) als auch im Meere vor.

Chlamydothrix Migula.

Syn. *Streptothrix* Migula non Cohn, *Leptothrix* Autt. ex. p.

Die Fäden sind unverzweigt und von dickeren oder dünneren Gallertscheiden umgeben, sie sind durch das eine

Digitized by Google

ihrer Enden an ihr Substrat befestigt, oder sie fluten lose im Wasser umher. Die Zellteilung geschieht nur nach einer Raumrichtung, nämlich senkrecht zur Längsachse der Fäden. Die Gonidien sind rundlich oder eiförmig und unbeweglich.

Mehrere Arten, die meisten im süssen Wasser; hierher gehören die meisten der sogenannten Eisenbakterien (siehe hierüber p. 125—126).

Chlamydothrix ochracea (Kützing) Migula. *Leptothrix ochracea* Kützing.

Die jungen Fäden sind ungefähr 0,8 μ dick. Die Scheiden sind anfangs dünn und farblos, später wachsen sie an Mächtigkeit, indem sie gleichzeitig von Eisenoxyd, das in ihnen gespeichert wird, gelbbraun gefärbt werden. Durch Bildung der eiförmigen Gonidien werden die Scheiden allmählich entleert, ihr Inhalt von Eisenoxyd macht sie aber sehr widerstandsfähig, so dass sie sich lange Zeit ohne gelöst zu werden, erhalten.

Nach Migula soll diese Art die gewöhnlichste Eisenbakterie sein; sie ist in stehenden Gewässern, die reich an Eisenkarbonat sind, sehr verbreitet, und die Bildung von Sumpferz (und vielleicht anderer Süsswassererze, die ebenfalls wesentlich aus Eisenoxydhydraten bestehen) in Mooren und Sümpfen, ist wahrscheinlich zum grossen Teil der Wirksamkeit dieser und ähnlicher Arten zuzuschreiben, indem sie das im Wasser gelöste Eisenoxydul weiter oxydieren, das sich dann nach dem Tode der Zellen als Oxyd ablagert.

Chlamydothrix hyalina Migula

besteht aus sehr zarten (0,6 μ dicken) Fäden, die im Sumpfwasser zwischen anderen Fadenbakterien verfilzt vorkommen.

Thiothrix Winogradsky.

Die Fäden sind unverzweigt und von einer sehr dünnen, hautartigen Scheide umgeben. Durch Schleim, der aus der etwas geschwollenen Basis ausgeschieden wird, sind sie an ein Substrat befestigt. Die Zellen sind cylindrisch und enthalten

Digitized by Google

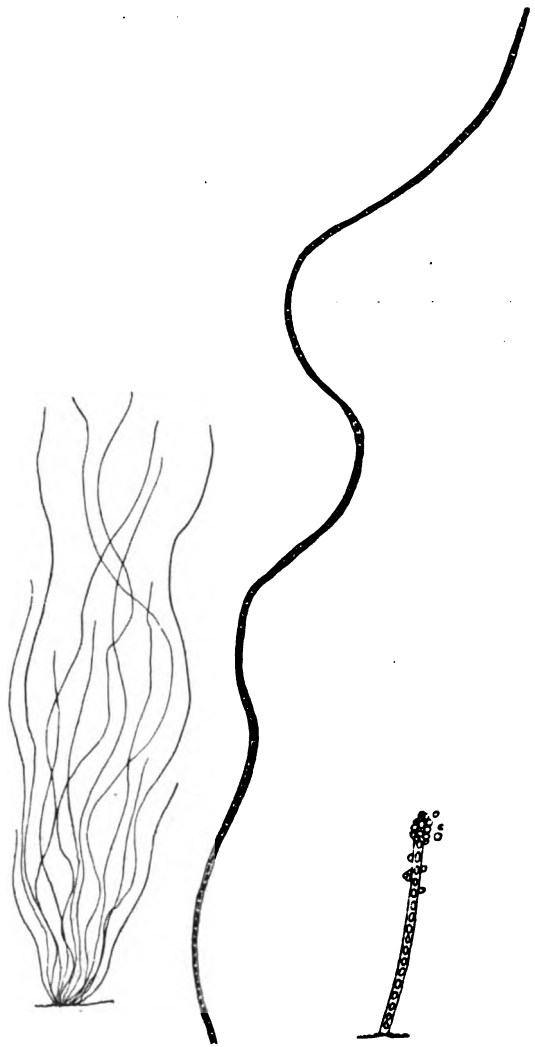


Fig. 193. *Chlamydothrix hyalina* Migula (= *Streptothrix hyalina*). a festsitzende Fäden; b ein Faden, der nach Behandlung mit Jod seine Gliederung in Zellen zeigt; c gonidienbildender Faden. a 100:1; b und c 1000:1. (Nach Migula.)

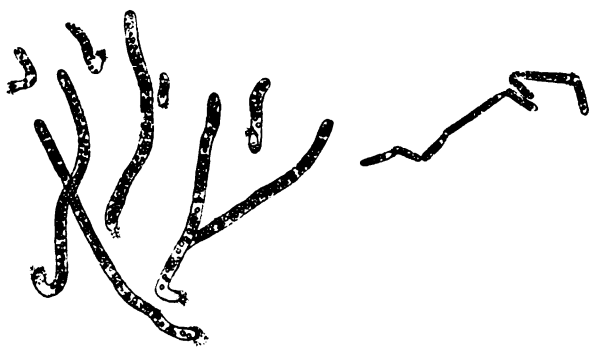
Digitized by Google

Schwefelkörner. Die Vermehrung findet dadurch statt, dass die Enden der Fäden in stabförmige Gonidien zerfallen; die letzteren führen eigentümliche kriechende Bewegungen aus, wie die Hormogonien bei den Cyanophyceen (siehe p. 70).

Von dieser Gattung kennt man bis jetzt 3 Arten, die besonders in schwefelhaltigen Quellen leben.

Thiothrix nivea (Rabenhorst) Winogradsky.

Die Fäden sind in ihrem 2—2,5 μ dicken Basalteil befestigt und von diesem an fast rechtwinklich gebogen; in der Mitte beträgt ihre Dicke 1,7 μ und an der Spitze 1,4 μ.



A B

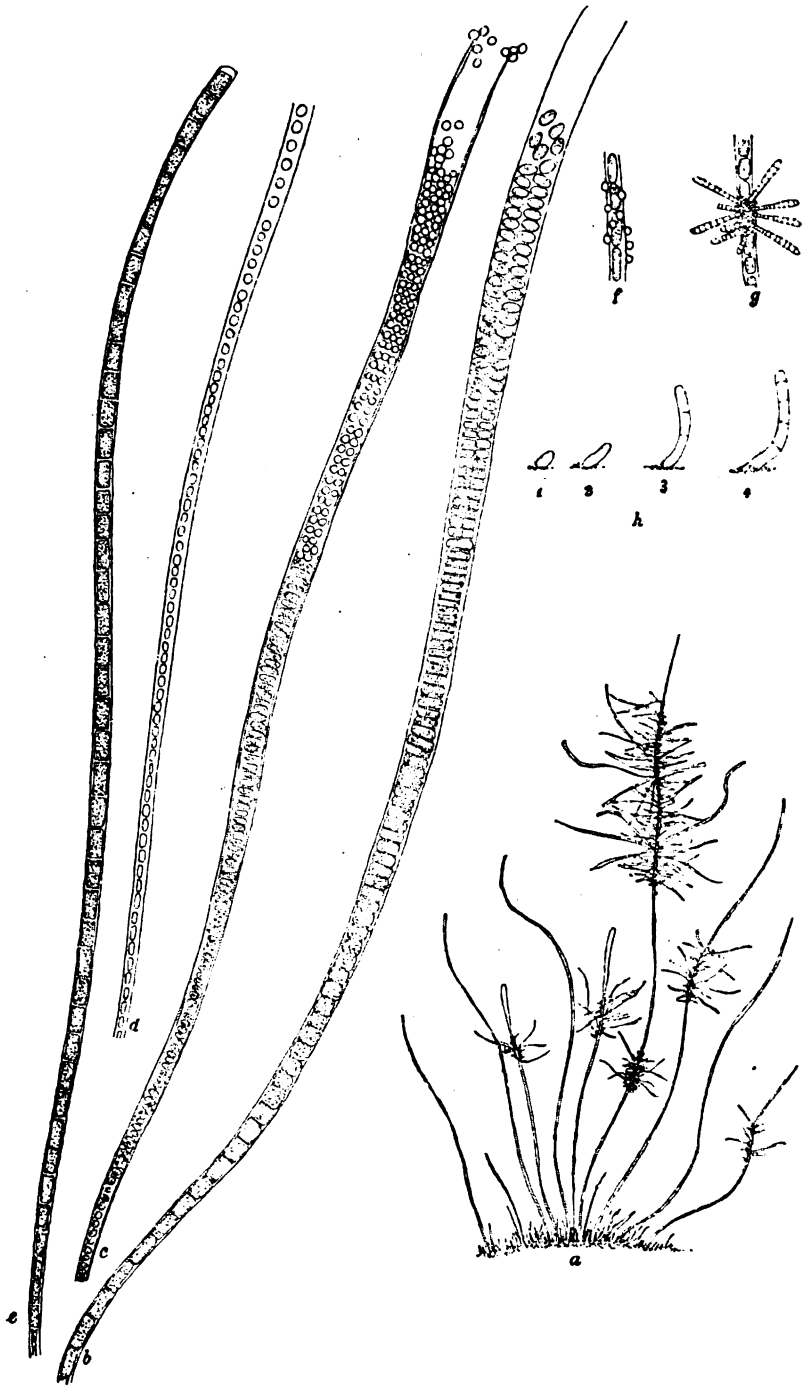
Fig. 194. *Thiothrix nivea* (Rabenhorst) Winogradsky; B. *Thiothrix tenuis* Winogradsky.
A an ein Deckgläschen festgewachsene Fäden, B eine Reihe von abgeschnürten Gonidien. 900:1. (Nach Winogradsky.)

Nahe stehende, unansehnlichere Arten sind *T. tenuis* Winogradsky und *T. tenuissima* Winogradsky

---

Fig. 195. *Crenothrix polyspora* Cohn. a Gruppe von festsitzenden Fäden; an einigen sind die Gonidien zu neuen Fäden herausgewachsen; b ein makrogonidienbildender Faden; c ein mikrogonidienbildender Faden; d Faden, der nur eine Reihe von kleinen Gonidien bildet; e vegetierender Faden; h, f, g, keimende Gonidien. a 80:1; b—h 1000:1. (Nach Migula.)

Digitized by Google



Digitized by Google

Crenothrix Cohn.

Einfache, festsitzende Fäden, die von einer Scheide umgeben sind und einen deutlichen Gegensatz zwischen Basis und Spitze aufweisen. Vermehrung durch unbewegliche, rundliche Gonidien, die von den vegetativen Zellen durch Teilungen nach drei Raumrichtungen gebildet werden.

Die Gattung enthält nur eine Art:

Crenothrix polyspora Cohn, *Brunnenfaden.*

Die Fäden sind gegen die Basis verjüngt und gegen die Spitze verdickt; in ihrem untersten Teil sind sie 1,5—5 μ, an der Spitze 4—9 μ dick, so dass sie bisweilen fast keulenförmig sein können. Die Zellen sind gewöhnlich niedrig, scheibenförmig. Anfangs sind die Scheiden dünn und farblos, später nehmen sie an Dicke zu und werden starr, indem sich gleichzeitig Eisenoxyd in ihnen ablagert (vgl. *Chlamydothrix ochracea* p. 376). Über die Bildung und Entwickelung der Gonidien siehe p. 66—69. Sie setzen sich oft an älteren *Crenothrix*-Individuen fest und keimen hier, wodurch diese scheinbar verzweigt werden (Fig. 195 a).

Crenothrix polyspora kommt in eisenhaltigem Wasser vor, wo sie in Form von niedrigen verfilzten Überzügen wächst; in Brunnen und Wasserleitungen, deren Wasser viel Eisen enthält, kann sie mitunter durch ihr rapides Wachstum und ihre mächtige quantitative Entwickelung ein sehr lästiger Gast sein; man kann sie jedoch an dergleichen Stellen ausrotten, indem man das Wasser von seinem Eisengehalt befreit, der für das Gedeihen dieses Organismus notwendig ist.

Cladothrix Cohn.

Die Fäden sind falsch gabelig (pseudodichotomisch) verzweigt; sie sind von einer Gallertscheide umgeben und zeigen keinen Gegensatz zwischen Basis und Spitze. Die Vermehrung geschieht durch bewegliche, schwärmende Gonidien, die mit einem lateralen Geisselbüschel versehen sind.

Digitized by Google

Zur Gattung *Cladothrix* gehören einige wenige Wasserbakterien, von denen die best untersuchte *C. dichotoma*, hier erwähnt werden soll. Die Gattung ist allen anderen Bakterien gegenüber durch ihre pseudodichotomische Fäden charakterisiert; mit Unrecht hat man andere verzweigte Mikroorganismen hierher gestellt, nämlich die Arten der *Actinomyces*-Gruppe (siehe den Anhang im 5. Kapitel) die unzweifelhaft nicht Bakterien sind, und die von *Cladothrix* durch ihre echten Verzweigungen entschieden abweichen. Unter *Cladothrix* dürfen wir nur Bakterien mit falscher Verzweigung wie *C. dichotoma* verstehen, da Cohn den Namen für diesen Organismus zuerst angewandt hat.

Cladothrix dichotoma Cohn.

Die Fäden sind zu feinen Flocken gesammelt; sie sind von einer festen dünnen Scheide umgeben und sind hier und dort pseudodichotomisch verzweigt (siehe hierüber p. 12—13).

Fig. 196. *Cladothrix dichotoma* Cohn. Spitze eines gonidienbildenden Fadens. 1000:1. (Nach Alfr. Fischer.)

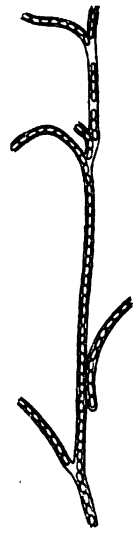


Fig. 197. *Cladothrix dichotoma* Cohn. Teil eines verzweigten Fadens. 600:1. (Nach Alfr. Fischer.)

Digitized by Google

Die cylindrischen Zellen sind etwa 2 μ dick; sie verlassen die Scheiden als stabförmige Gonidien, die durch ein laterales Geisselbüschel, das in der Nähe des einen Pols entspringt, herumschwärmen (siehe p. 69—70).

Es gelang Büsgen, *Cladothrix dichotoma* reinzuzüchten; sie ist in einer dünnen Bouillon züchtbar, wo sie flockenartig wächst oder auf einer wasserhaltigen Gelatine mit Zusatz von ein wenig Bouillon, hier bildet sie, ohne die Gelatine zu verflüssigen, runde weissliche Kolonieen mit einem dichteren Zentrum und radial ausstrahlender Peripherie, bestehend aus gebuchteten, sparsam verzweigten Fäden. Durch seine Reinkulturen konnte Büsgen die Unrichtigkeit der früheren Angaben über Pleomorphie (Zopf) bei dieser Bakterie nachweisen.

Kommt allgemein verbreitet im süssen Wasser vor.

2. Familie **Beggiatoaceae.**

Beggiatoa Trevisan.

Die Fäden sind flexil und führen oscillierende Bewegungen aus (siehe p. 41). Scheiden fehlen. Die Zellen sind cylindrisch und enthalten lichtbrechende Schwefelkörner (über die Schwefelkörner und ihre Bedeutung siehe p. 24—26, sowie 108—109 und 123—125). Die Vermehrung geschieht durch losgerissene Fadenstücke. Am nächsten mit *Beggiatoa* verwandt scheint die blaugrüne *Oscillatoria* zu sein.

Die *Beggiatoa*-Arten gleichen *Thiothrix* sehr, von der sie sich dadurch unterscheiden, dass sie frei, nicht festsitzend sind, durch Fehlen der Scheiden und durch ihre durch die ganze Länge gleichmässige Dicke. Es giebt mehrere Arten, die sich nur schwer von einander unterscheiden lassen; sie kommen in schwefelwasserstoffreichem Wasser vor, so an unsern Küsten, wo Tange unter Schwefelwasserstoffentwicklung verfaulen, aber auch im süssen Wasser und in schwefelhaltigen Quellen.

Digitized by Google

Beggiatoa alba (Vaucher) Trevisan.

Die Fäden sind 3,3—3,8 μ dick (seltener bedeutend dünner), mit Zellen, die gewöhnlich länger als breit sind; in der Regel sind die Zellgrenzen wegen der zahlreichen Schwefelkörner, die den Zellraum erfüllen, undeutlich, löst man aber den Schwefel, kann man die Zellgliederung sichtbar machen.

B. alba ist die gewöhnlichste Art und kommt sowohl in Sümpfen und Schwefelquellen als auch im Brackwasser an unsern Küsten in grosser Menge vor, wo sie den Boden und faulende Algen mit einem weisslichen Schimmelgewebe überzieht.

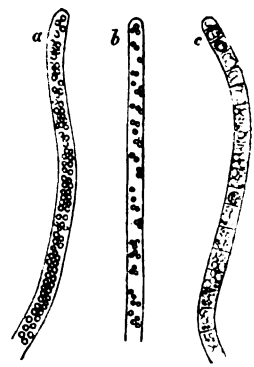


Fig. 198. *Beggiatoa alba* (Vaucher) Trevisan. 900:1. (Nach Winogradsky).

Beggiatoa minima Warming.

Die Fäden weisen eine Länge von 40 μ und eine Dicke von 1,8 – 2 μ auf. Die Zellgliederung ist deutlich, die Zellen kaum so hoch als breit, und die stark flexilen Fäden sind daher auch dicht querstreifig.

Kommt hier und dort an den dänischen Küsten im Brackwasser vor.

Beggiatoa arachnoidea (Agardh) Rabenhorst.

Die Fäden sind 5—8 μ dick und deutlich gegliedert. Die Höhe der Glieder ist ungefähr dieselbe oder geringer als die Dicke.

Kommt sowohl in Sümpfen als auch in Schwefelquellen und Brackwasser vor.

Beggiatoa mirabilis Cohn.

Die Fäden erreichen eine Dicke von 20—40 μ [1]) und diese

[1]) Diese Masse stammen von Warming und gelten für dänische

Digitized by Google

Art ist also ein wahrer Riese unter den Bakterien, indem keine andere Bakterie nur annähernd so dicke Zellen besitzt. Die Fäden sind deutlich gegliedert und bestehen aus Zellen, die nicht so hoch wie dick, mitunter bedeutend niedriger (bis zu $^1/_3$ der Dicke) sind. Der Zellinhalt ist graufärbig im Gegensatz zu den anderen *Beggiatoa*-Arten, die mit Körnern gefüllt sehr dunkel, fast schwarz, sind, und die Schwefelkörner liegen hier in deutlichen Gürteln, deren Wänden, besonders den Aussenwänden sich anschmiegend. Ausser den Schwefelkörnchen (und den p. 24 u. 28—30 besprochenen sogenannten Chromatinkörnchen) finden sich bei dieser Art im Protoplasma noch einige andere Körnchen verbreitet, die mit Jod-Jodkalium bläulich oder bräunlich tingiert werden. Sie bestehen somit wahrscheinlich aus einem stärkeartigen Kohlenhydrat, das Amylin genannt wurde (Hinze).

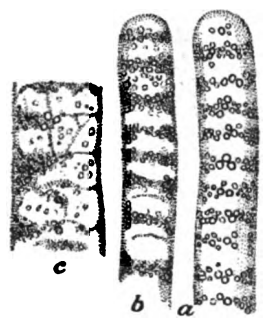


Fig. 199. *Beggiatoa mirabilis* Cohn.
Drei Fadenstücke mit Schwefelkörnchen. 320:1.
(Nach Warming.)

Beggiatoa mirabilis ist wegen ihrer Grösse ein günstiges Objekt für das Studium der Bewegungen; sie bewegt sich wie die kleineren Arten und ist in hohem Grade flexil, so dass man sie die erstaunlichsten, krampfartigen Windungen ausführen sehen kann, und hin und wieder fährt wie ein Zucken durch sie, während sie langsam über die Unterlage hingleitet (Warming). Ausserdem kann man bei ihr zuweilen eine höchst eigentümliche peristaltische Bewegung beobachten (zuerst von Cohn gesehen), indem kurze Kontraktionswellen über die Membran hinlaufen, so dass dieselbe abwechselnd gerunzelt und wieder ausgeglättet wird.

Exemplare; wir können seine Angaben bestätigen. Die Dicke der Exemplare, die von Cohn gemessen wuren und nach denen er die Art aufstellte betrug uur 16 μ.

Digitized by Google

Sie wurde von Warming und den Verff. an mehreren Stellen in Brack- und Salzwasser an den dänischen Küsten gefunden, wo sie recht verbreitet und allgemein zu sein scheint, wenn sie auch nicht in so grossen Massen wie z. B. *Beggiatoa alba* angetroffen wird. Zuerst wurde sie von Cohn in einem Salzwasseraquarium gefunden. Ausserdem findet sie sich an den deutschen Ostseeküsten.

Digitized by Google

ZWEITES KAPITEL.

ANHANG ZU DEN BAKTERIEN.

Strahlenpilze (*Actinomycetes*).

Syn.: *Streptotricheae, Oosporeae, Nocardiaceae.*

Zu dieser Gruppe gehört eine kleinere Anzahl von Arten, von denen mehrere pathogen sind. Über die Auffassung der systematischen Stellung dieser Organismen hat grosse Unklarheit geherrscht und man hat sie sowohl zu den Bakterien als zu den Pilzen gerechnet.

Nach den neuesten Studien unterscheiden sich die Strahlenpilze bestimmt von den Bakterien, indem sie ein echtes verzweigtes Mycelium besitzen, dass sich durch Abschnürung von Konidien vermehrt; es erscheint daher unzweifelhaft, dass sie unter den Pilzen ihren Platz finden müssen, und da man bei ihnen keine anderen Vermehrungsorgane als die Konidien kennt (über die sogenannte „Fragmentation" siehe unten), so müssen wir sie bis auf weiteres in die Gruppe der *Hyphomycetes*, unvollständig bekannter Pilze, bei denen man nur Konidien gefunden hat, unterbringen. Dagegen lässt sich noch nicht entscheiden, zu welcher Familie der Hyphomyceten sie am ersten zu rechnen sind, und man thut daher vorläufig am besten, sie als eine eigene Gruppe (*Actinomycetes*) unter den unvollständigen Pilzen aufzufassen (Lachner-Sandoval).

Mit dem von Lachner-Sandoval gründlich studierten *Actinomyces albido-flavus* als Typus werden wir hierauf eine kurze Beschreibung der wichtigsten Eigenschaften der Strahlenpilze geben.

Säet man Konidien (siehe später) von dieser, nicht pathogenen, Art auf einem günstigen Nährboden aus, wird man nach

Digitized by Google

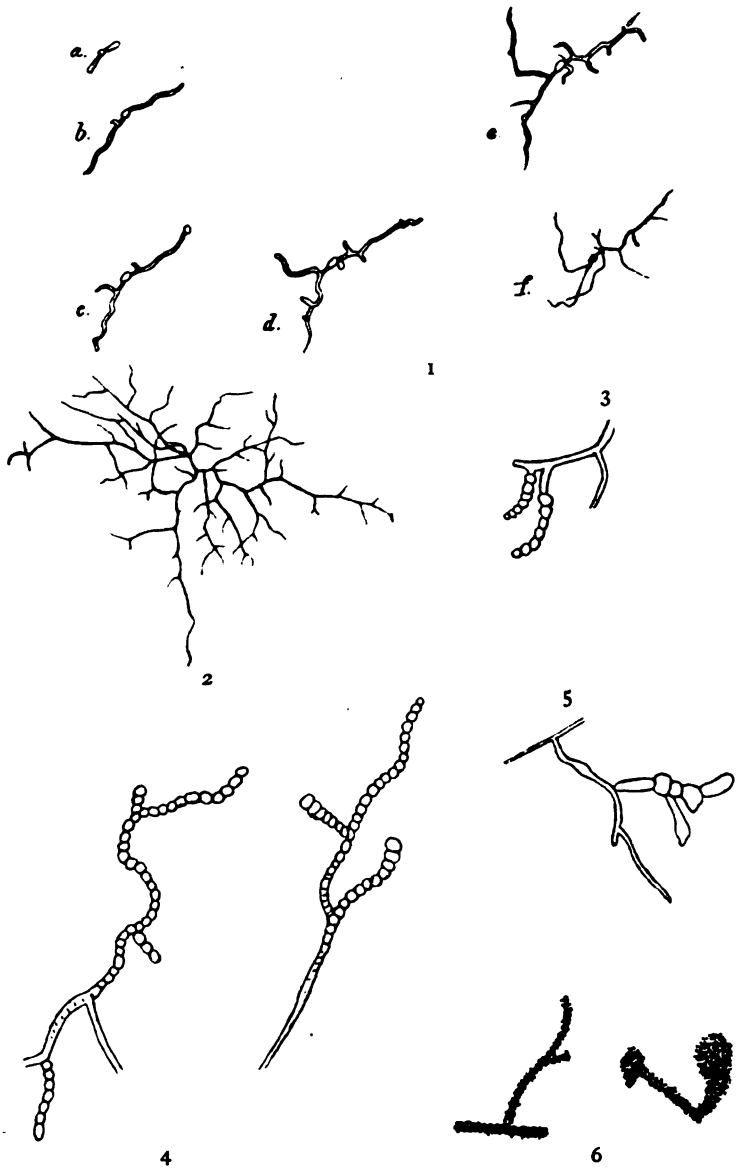


Fig. 200. *Actinomyces albido-flavus* Gasperini.

1. Keimung einer Konidie a 8 Uhr Morgens, b 11 Uhr, c 1 Uhr, d 3 Uhr, e $5^1/_2$ Uhr, f $7^1/_2$ Uhr.
2. Eine zweitägige Pflanze.
3. Konidienbildung (Segmentation der Lufthyphen).
4. Konidienbildung (Segmentation der Fäden einer Traubenzuckerkultur).
5. Abnorme Segmentation in Fäden von einer Glycerin-Traubenzuckerkultur.
6. Kolbig geschwollene und mit Körnern besetzte Fäden.

(Aus Lachner Sandoval, Über Strahlenpilze. Diese Schrift ist auf Anregung und unter Leitung des Herrn Professor Dr. Levy als Dissertation in Strassburg erschienen.)

Digitized by Google

Verlauf von 24 Stunden verschiedene Keimungsstadien finden. Die fast kugeligen Konidien verlängern sich und werden eiförmig, darauf treiben sie von dem einen oder beiden Polen knospenähnliche Fortsätze hervor (also in derselben Weise wie die Hefepilze). Sie strecken sich und werden cylindrisch (Fig. 200 1 a und b), indem sie gleichzeitig gekrümmt oder gebuchtet werden. Hierauf fangen sie an sich zu verzweigen, indem eine laterale Aussackung entsteht (Fig. 200 1 b, c), die an der Mutterachse senkrecht auswächst, und dieselbe Form und dasselbe Aussehen wie diese annimmt. Später kommen Zweigbildungen höherer Ordnungen zu stande, indem sich die Tochterachsen verzweigen, und zuletzt entsteht hierdurch ein reich verzweigtes Mycel, das sich über den Nährboden nach allen Richtungen verbreitet (Fig. 200, 2). Die Mycelfäden sind dünn und farblos, im Gegensatz zu denen der meisten Hyphomyceten aber recht starr. Eine Gliederung in Zellen nachzuweisen, ist nicht mit Sicherheit gelungen, in älteren Kulturen kann man aber finden, dass das Protoplasma innerhalb der Zellwand zu unregelmässigen oder kugeligen Klumpen oder Stücken zerfällt, die allmählich getrennt werden (Fragmentation). Diese Protoplasmafragmente besitzen die Fähigkeit, auf günstigen Nährböden zu verzweigten Fäden auszuwachsen und so neue Pflanzen zu gründen (Sauvageau und Radais), und sind daher als eine Art wenig differenzierter Vermehrungsorgane anzusehen, deren Widerstandskraft gegen ungünstige äussere Faktoren nicht grösser als die der vegetativen Fäden ist. Ausser diesen Protoplasmafragmenten findet sich indes bei mehreren Arten eine andere Art von Vermehrungsorganen, die besser charakterisiert und auch widerstandsfähiger sind, nämlich echte Konidien; untersucht man z. B. eine Kolonie, so wird man finden, dass einige der Hyphenzweige sich über die Oberfläche erheben und in die Luft frei hinausragen (Lufthyphen); diese Zweige erreichen eine grössere (2—4 mal) Dicke als die übrigen, und ihre Endglieder zerfallen zuletzt in Ketten von farblosen, runden Konidien (Segmentation Fig. 200, 3).[1]) Diese Konidienbildung oder Segmentation gleicht der der *Oidium*-Arten sehr; sie unterscheidet sich von der früher besprochenen Fragmentation dadurch, dass sie von der Zellwand ausgeht, welche perlschnurförmig eingeschnürt wird, so dass die Fäden zuletzt in reihen-

[1]) Übrigens scheint die Konidienbildung nicht überall so wohl charakterisiert zu sein, wie sie bei *Actinomyces albido-flavus* beschrieben wurde, und bisweilen kann es sehr fraglich sein, ob man einen Fall von Segmentation oder nur Fragmentation vor sich hat.

Digitized by Google

ständige Zellen abgeteilt werden. Die Einschnürung scheint simultan zu erfolgen, so dass man auf den Lufthyphen stets alle Konidien auf derselben Entwickelungsstufe findet.

Die Konidienbildung ist jedoch nicht auf die Lufthyphen allein beschränkt, sondern sie kann auch in Kulturen, die in Flüssigkeiten eingesenkt sind, stattfinden (z. B. in einer Traubenzuckerlösung); sie verläuft alsdann etwas anders, indem die Segmentation hier nicht auf die Zweigenden beschränkt wird, sondern auch auf die Haupthyphen hinübergreift (siehe Fig. 200, 4), ferner geschieht sie nicht simultan durch die ganze Länge der Fäden, sondern fängt an den Spitzen an und schreitet hierauf langsam abwärts (basipetale Entwickelung); aus diesem Grunde sind die Endkonidien die ältesten und grössten (siehe die Figur). Mitunter verläuft die Segmentation anormal, und es entstehen alsdann ganz unregelmässige Bilder (Fig. 200, 5), die wahrscheinlich mit den Involutionsformen der Bakterien zu vergleichen sind.

Die Segmentation ist ein in morphologischer Beziehung besser charakterisierter Prozess als die Fragmentation, und die Konidien zeichnen sich auch durch eine etwas grössere Widerstandsfähigkeit gegen schädliche äussere Faktoren als die vegetativen Zustände aus;[1]) sie sind aber wie erwähnt nicht bei allen Arten bekannt. Die Bedingungen für die Konidienbildung scheinen sehr wechselnd zu sein. Im allgemeinen kann gesagt werden, dass sie durch eine langsame Austrocknung der Kulturen sowie auch durch einen ungehinderten Luftzutritt begünstigt wird, dies ist jedoch nicht allgemeingültig, denn wie oben erwähnt, findet Konidienbildung ja auch bei Individuen statt, die in Kulturflüssigkeiten (z. B. Flusswasser oder 4% Traubenzuckerlösung) hineingesenkt sind (Lachner-Sandoval).

Bei vereinzelten *Actinomyces*-Arten, namentlich bei den patho-

---

[1]) Im Verhältnis zu den Bakteriensporen sind die Sporen (Konidien) der Strahlenpilze doch nur wenig widerstandsfähig. Ihre Bedeutung ist daher eher in der Rolle zu suchen, die sie als Vermehrungsorgane spielen, während die Bakteriensporen ja am ehesten einen Ruhezustand bezeichnen (siehe p. 51). Beispielsweise werden die Sporen des saprophytischen *Actinomyces albus* durch einen 15 minutenlangen Aufenthalt in Wasserdämpfen von 100° (in trockener Luft jedoch nicht, selbst nach 15 Minuten bei 120°), die vegetativen Fäden schon bei 10 minutenlanger Erhitzung zu 60° (Gasperini) getötet. Bei dem ebenfalls saprophytischen *Actinomyces albido-flavus* werden die Konidien schon nach einer 5 minutenlangen Erhitzung zu 80° (die vegetativen Fäden nach 3 Minuten bei 70°) (Lachner-Sandoval) getötet. Noch weniger widerstandsfähig sind die parasitischen Arten, z. B. *Actinomyces bovis*, wo die „Sporen" nach 5 Minuten bei 75° getötet werden, die vegetativen Fäden schon bei 60° (nach Domec).

Digitized by Google

genen, sind die Enden der Hyphen oft kolbenförmig geschwollen, so bei dem wichtigen pathogenen *Actinomyces bovis*; derselbe tritt in den Geweben des Wirtorganismus in Form von keinen Körnern auf, bestehend aus dicht zusammengedrängten, radial verlaufenden Fäden mit kolbenförmigen Enden (siehe Fig. 201 und 202). Die Kolben scheinen dadurch gebildet zu werden, dass die Zellwand der Zweigspitzen zu einer mehr oder weniger festen gallertartigen Masse anschwillt, innerhalb welcher man den Zellinhalt als einen mittelständigen Strang sehen kann; sie sind wahrscheinlich als Degenerationsphänomene zu deuten, die namentlich, wenn die Entwicklung aufgehört hat, zu stande kommen. Früher hat man sie als Vermehrungsorgane angesehen, was unzweifelhaft nicht der Fall ist. Wie erwähnt kommen die Kolbenformen besonders bei den pathogenen Arten vor, wo sie unter verschiedenen Gestalten auftreten können (siehe Fig. 204); in ganz vereinzelten Fällen sind die Fäden mit ähnlichen kolbenförmig angeschwollenen Enden jedoch auch bei den saprophytischen Arten beobachtet worden (siehe Fig. 200, 6).

Die Strahlenpilze scheinen in der Natur sehr verbreitet zu sein. Die wenigsten können als ganz harmlos bezeichnet werden; doch besitzen nur wenige grössere pathogene Bedeutung. Einige sind bis jetzt nur als Saprophyten bekannt. Die meisten Arten sind auf unseren künstlichen Nährböden züchtbar, wo ihre Kolonieen, nachdem sie Lufthyphen mit Konidien gebildet haben, Schimmelpilzen mehr als Bakterien ähnlich sehen. Im Gegensatz zu diesen ist eine schwach alkalische oder eine neutrale Reaktion des Substrats notwendig für ihr Gedeihen; schon ein geringer Säuregehalt hebt das Wachstum völlig auf (Lachner-Sandoval). Einige Arten bilden Farbstoffe. Die Mehrzahl der bekannten Strahlenpilze sind Aërobionten; nur wenige scheinen exklusiv Anaërobionten zu sein (*Actinomyces mineaceus*).

Aus der oben gegebenen Darstellung geht hervor, dass die Strahlenpilze in sehr wichtigen Eigenschaften von den Bakterien abweichen, indem sie ein echtes verzweigtes fadenförmiges Mycelium besitzen, das unter gewissen Verhältnissen Konidien entwickeln kann, beides Eigentümlichkeiten, die bei keiner Bakterie bekannt sind. Wie schon früher erwähnt, sind wir daher nicht dazu berechtigt, ein näheres Verwandtschaft zwischen Bakterien und Strahlenpilzen anzunehmen. Jedoch müssen wir in diesem Zusammenhange auf die Thatsache aufmerksam machen, dass man ja hin und wieder unter den Involutionsformen der Bakterien echte Verzweigungen findet (p. 83—85 Fig. 85—88), bei denen die Zweigspitzen auch kolbenförmig angeschwollen sind. Dies gilt namentlich in Bezug auf die Tuberkel- und Diphtherie-

Digitized by Google

bakterien, bei denen man daher nicht selten Bilder erhalten kann, die an den Actinomyceten erinnern (siehe p. 301 und 305); aus diesem Grunde haben einige Verfasser (z. B. Lehmann & Neumann) sich für berechtigt gehalten, die Tuberkel- und Diphtheriebakterien von den eigentlichen Bakterien auszuscheiden und mit den Strahlenpilzen in eine Gruppe zusammenzustellen. Gegen diese Auffassung spricht, dass die nämlichen Verzweigungen und Anschwellungen bei diesen Bakterien allzu wenig konstant aufzutreten scheinen, so dass man sie nicht als normal ansehen kann und keine geeignete Gattungsmerkmale von ihnen herleiten darf, indem sie sich namentlich nur in alten künstlichen Kulturen, oder wenn sich die Bakterien unter ungünstigen Verhältnissen befinden, auftreten. Ohne dass wir die Frage als endgültig entschieden betrachten dürfen, bevor ausführlichere Mitteilungen über das Zustandekommen dieser abweichenden Formen vorliegen, scheint es uns daher am richtigsten, die fraglichen Arten nicht zu den Strahlenpilzen zu rechnen, sondern dieselben auch ferner als Bakterien anzusehen, und zwar als Arten, die zur Bildung von Involutionsformen geneigter sind, als dies gewöhnlich der Fall ist.

Actinomyces Harz, Gasperini, Lachner.

Syn.: *Nocardia*, *Streptothrix* e. p. *Cladothrix* e. p. *Oospora* e. p.

Die Vegetationsorgane bestehen aus einem unverzweigten, farblosen Mycelium mit zahlreichen echten, monopodialen Zweigbildungen, die von einer centralen Partie nach allen Richtungen ausstrahlen. Die Zweigspitzen sind mitunter kolbenförmig angeschwollen. Vermehrung findet statt, teils durch Fragmentation, teils durch Segmentation der Mycelteile. Endosporenbildung ist unbekannt, wie man auch bei keiner Art Selbstbeweglichkeit mit Sicherheit nachgewiesen hat. Saprophyten oder Parasiten.

A. Pathogene Arten.

Actinomyces bovis Harz. *Aktinomykose.*

Im Körper des Wirtorganismus tritt der Pilz in der Form von sandkornähnlichen, grauartigen, gelblichen oder rötlichen Körnern auf, bestehend aus zahlreichen verzweigten, dicht gedrängten Fäden, die vom Centrum radial verlaufen und mit kolbenförmigen Anschwellungen enden (siehe Fig. 201 und 202). Die Körner erhalten hierdurch ein drüsenartiges Aussehen. Die Form der Kolben ist sehr verschieden; mitunter sind sie gegen die Spitze in einer grossen Anzahl von Sekundärkolben aufgelöst (Fig. 204). In künstlichen Nährböden wächst *Actinomyces bovis* wie ein ver-

Digitized by Google

zweigtes Mycel, dessen Fäden eine Dicke von ca. 0,5 μ erreichen; die Kolbenformen kommen hier nur selten zu stande, und zwar nur in den tieferen Schichten des Substrats, wo die Luftzufuhr gehemmt ist. Die vollentwickelten Kolben sind nach Bostroem als tote Degenerationsprodukte anzusehen. Echte Konidien wie die oben bei *Actinomyces albido-flavus* beschriebenen sind bei *A. bovis* nicht mit Sicherheit bekannt, dagegen kann man in zahlreichen Fäden beobachten, wie der Inhalt zu rundlichen oder unregelmässigen Körnern zerfällt (siehe Fig. 205), was am ersten mit der oben erwähnten Fragmentation zu vergleichen ist. Die Körner wachsen angeblich zu längeren Fäden aus (Bostroem). Sowohl die vegetativen Fäden als auch diese durch Fragmentation gebildeten Körner sind durch mehrere der gewöhnlichen Farbstoffe tingierbar, z. B. nach Gram, nicht aber nach Claudius.

Verursacht Aktinomykose beim Rind, beim Schwein und beim Menschen (mitunter auch beim Schaf, beim Pferd und anderen Pflanzenfressern). Die Krankheit ist besonders in den um den Eingang zum Verdauungskanal liegenden Organen und Geweben (Kiefern, Zunge, Schlund, Speichel- und Lymphdrüsen) häufig, kann aber in so gut wie allen Organen auftreten. Man vermutet, dass die Infektion durch verschiedene Pflanzenteile, auf denen der Pilz vorkommt, stattfinde, so namentlich durch Spelzen von Getreidesorten uud anderen Gräsern. Versuche, auf Tieren Aktinomykose durch Einimpfung von künstlichen Kulturen hervorzurufen, blieben erfolglos.

Actinomyces bovis wächst am besten als Aërobiont, jedoch auch ohne Zutritt der Luft. Auf allen unseren üblichen Nährböden züchtbar, wo er schon bei gewöhnlicher Zimmertemperatur (am besten aber bei Blutwärme) in Form von grauartigen, gelblichen oder rötlichen Kolonieen wächst. Eine teilweise Verflüssigung der Gelatine findet statt.

Actinomyces madurae (Vincent) Lachner, *Streptothrix madurae* Vincent, „Madura-Fuss“,
wurde als Ursache einer in Indien (und einigen anderen heisseren Ländern) beim Menschen auftretenden Krankheit („Madura disease“, „Pied de madura“) nachgewiesen. Die Krankheit zeigte sich als eine Knotenbildung oder Ulceration der Haut der Füsse, seltener der Hände. In den angegriffenen Geweben tritt der Pilz in der Form von ähnlichen Körnchen wie *Act. bovis* auf; sie sind weiss-, gelb- oder schwarzfarbig und enthalten verzweigte Fäden von 1—1,5 μ Dicke. Werden nach Gram gefärbt. Aërobiont, leicht züchtbar auf mehreren künstlichen Nährböden, wo er schon bei

Digitized by Google

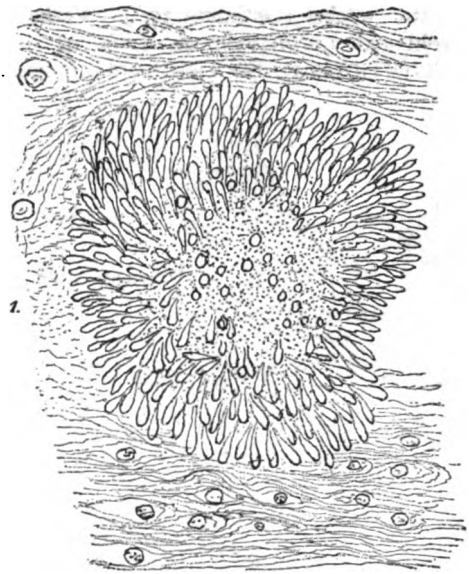


Fig. 201. *Actinomyces bovis* Harz.
Gewebe mit einem ungefärbten *Actinomyces*-Korn Stark vergrössert. (Kopie nach Flügge: Mikroorganismen.)

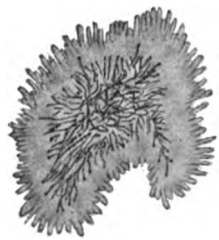


Fig. 202. *Actinomyces bovis* Harz.
Querschnitt eines *Actinomyces*-Korns mit locker fädigem Zentrum, in dem einige Fäden Segmentation zeigen. Gegen die Peripherie sind die kolbig geschwollenen Endteile der Fäden sichtbar. (Nach Bostroem.)

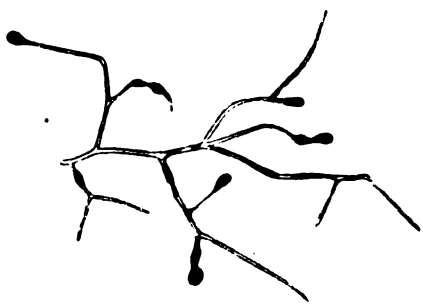


Fig. 203. *Actinomyces bovis* Harz.
Verzweigte Fäden mit geschwollenen Enden. (Nach Bostroem.)

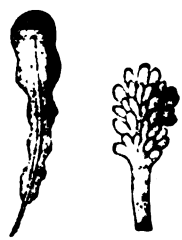


Fig. 204. *Actinomyces bovis* Harz.
Zwei verschiedene kolbenförmige Fäden. (Nach Bostroem.)

Digitized by Google

gewöhnlicher Zimmertemperatur wächst (Optimum 37 °). Vermehrungszellen entstehen sowohl auf Lufthyphen als auch in den tieferen Schichten des Substrats (Vincent). Für Tiere nicht pathogen.

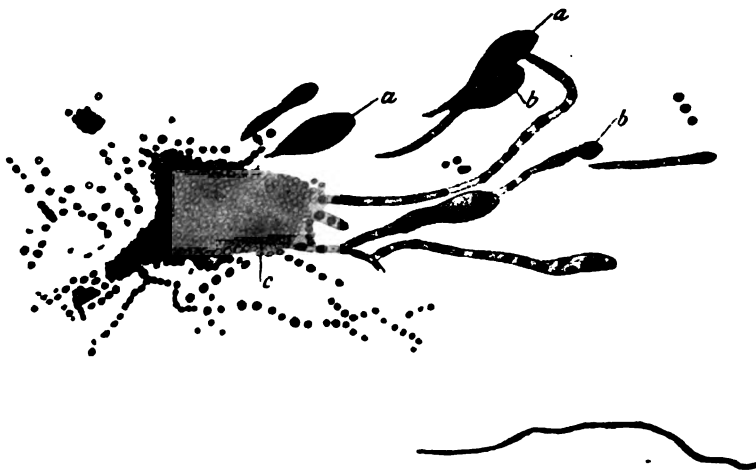


Fig. 205. *Actinomyces bovis* Harz.
a Fäden mit kolbig geschwollenen Enden; b Fäden, deren Inhalt zu kugeligen Bruchstücken zerfällt (Fragmentation); c zoogloeaartige Haufen von solchen *Coccus*-ähnlichen Bruchstücken. (Nach Bostroem.)

Actinomyces farcinicus Gasperini, *bacillus du farcin du boeuf* Nocard.

Ursache des sogenannten „Rinderwurms" (Farcin du boeuf), eine auf Guadeloupe (und selten in gewissen Teilen Frankreichs) beim Rindvieh auftretende Krankheit, bei der Knoten verschiedener Grösse an den Extremitäten und dem Bauche, später auch in den inneren Organen gebildet werden. Der Pilz besteht aus verzweigten, radial angeordneten Fäden ohne Kolbenbildungen. Nach Gram färbbar. Bei Blutwärme auf künstlichen Nährböden züchtbar. Ausser beim Rind ist er pathogen für Meerschweinchen und Schafe. Intraperitoneale oder intravenöse Injektion in Meerschweinchen hat nach Verlauf von 1—3 Wochen „Pseudotuberkulose" zur Folge.

Actinomyces asteroïdes Gasperini, *Cladothrix asteroides* Eppinger

Digitized by Google

wurde von Eppinger in einem Hirnabscesse beim Menschen gefunden. Besteht aus 0,2 μ dicken, sternförmig ausstrahlenden, verzweigten Fäden, die Konidien auf Lufthyphen bilden. Auf künstlichen Nährböden züchtbar. Pathogen für Kaninchen, Meerschweinchen und Mäuse. Durch Einimpfung in diese wird „Pseudotuberkulose" hervorgerufen.

Actinomyces canis (Rabe), *Cladothrix canis* Rabe.

Bei einer Anzahl von Fällen von suppurativen und fistulösen Prozessen sowie bei schleichenden Entzündungen mit Knotenbildung in der Brust- und Bauchhöhle beim Hund von Rabe und Jensen gefunden. Kommt im Eiter als weissgelbliche Körper von der Grösse eines Stecknadelkopfes vor. Dieselben bestehen aus verfilzten, verzweigten, 0,5 μ dicken Fäden. Wurde bis jetzt nicht gezüchtet.

B. Nicht pathogene Arten.

Actinomyces albido-flavus Gasperini, *Streptothrix albido-flavus* Rossi-Doria

wurde oben näher besprochen. Die Kolonieen sind gelblich. In Luftstaub nicht selten.

Actinomyces chromogenus Gasperini.

Bildet echt verzweigte Fäden, die bisweilen zu längeren oder kürzeren Stäbchen gegliedert sein sollen. Auf unseren künstlichen Nährböden, schon bei gewöhnlicher Zimmertemperatur, züchtbar; die Kolonieen sind gelblich oder bräunlich. Findet sich häufig im Luftstaube.

Farbstoffe werden ausserdem von mehreren anderen *Actinomyces*-Arten gebildet z. B. von *A. violaceus*, *aurantiacus*, *citreus*, *mineaceus* u. s. w.

Digitized by Google

REGISTER.

Gattungs- und Familiennamen sind **fett**, Synonyme und Trivialnamen *kursiv* gedruckt. **Fette** Ziffern verweisen auf die ausführlichste Beschreibung oder Besprechung, * auf Figuren.

Abortusbacillus = Bacterium abortus 314.
Abrin 242.
Abstandswirkung der Metalle 181.
Acne contagiosa = Bacterium acnes 313.
Acroleïn als Antiseptikum 176. 180.
Actinomyces 391.
Respiration 190.
— albido-flavus **386**. *387. 395.
— asteroïdes **394**.
— aurantiacus 395.
— bovis **391**. *393. *394.
— canis **395**.
— chromogenus **395**.
— citreus 395.
— farcinicus **394**.
— madurae **392**.
— mineaceus 391. 395.
— violaceus 395.
Actinomycetes **386**. 85.
Aërobiont, Aërobiose **134**.
Aërotaxis 195.
Ätherarten als Stoffwechselprodukt 204.
Äthylalkohol als Antiseptikum 176.
— — Kohlenstoffquelle 113.
— wird zu Essigsäure vergoren 225.
Äthylendiaminsilberphosphat als Antiseptikum 176.
Äthylidenmilchsäure als Nährstoff 130.
— als Gärungsprodukt 222.
Ätzalkalien als Antiseptikum 175.
Äussere Faktoren, Einwirkung derselben auf die Milchsäuregärung 223.
Agglutination 234.
Agglutinine 235. 245.
Aktinomykose = Act. bovis 392.
Albuminstoffe, siehe Eiweissstoffe.
Albumosen als Gärungsprodukte **232**.
Aldehyd als Antiseptikum 176.
Alexine 169. 235.
Alkohol als Antiseptikum 173. 178.
Alkohol als Gärungsprodukt 221. 222.
— — Kohlenstoffquelle 113.
— wirkt nicht chemotaktisch 196.
Alnus, Wurzelknollen 339.
Alt-Tuberkulin 239. 240. 303.
Ameisensäure als Antiseptikum 176.
— — Dekompositionsprodukt 229.
— — Gärungsprodukt 222. 230.
— — Kohlenstoffquelle 113.

Digitized by Google

Amidbakterien (Beijerinck) 123.
Amide als Stoffwechselprodukte 204.
— — Stickstoffquelle 113.
Amidosäuren als Gärungsprodukte 212. 231. 232.
Amine als Gärungsprodukte 232.
— — Kohlenstoffquelle 113.
Ammoniak als Antiseptikum 175.
— — Gärungsprodukt 212. 225. 226. 232.
— — Nährstoff 121.
Ammoniakbakterien (Beijerinck) 123.
Ammoniumkarbonat als Gärungsprodukt 211.
Ammoniumsulfat als Nährstoff 121. 122.
Amphitriche Bakterien 34.
Amphithrix 374.
Amygdalin als Kohlenstoffquelle 129.
Amylin 384.
Anabaena 276.
— variabilis *94.
Anaërobiont, Anaërobiose **134**.
Analysen, chemische von Bakterienkulturen 31. 107.
Anhydridbildung **228**.
Anorganische Stoffe als Nahrung 204.
Anpassungsvermögen der Bakterien **247**.
Antibiose **183**. 249.
Anti-Cholera-Serum 363.
Antiseptika **168**.
— Definition 170.
Antitoxine **169**.
Apfelsäure als Kohlenstoffquelle 113.
— — Gärungsprodukt 204. 229.
Aphanocapsa Castagnei *94.
Arabinose als Gärungsmaterial 221.
Argentamin als Antiseptikum 176.
Argentum colloidale als Antiseptikum 171. 175.
Argentumkaseïn als Antiseptikum 176.
Arginin 232.
Arktische Gegenden, Bakterienleben 254.
Aromatische Verbindungen als Stoffwechselprodukte 204.
Arsenige Säure als Antiseptikum 175.
Arthrosporen, Vorkommen bei Bakterien unrichtig 57. 277.
Aseptol als Antiseptikum 176.
Asparagin als Stickstoffquelle 123.
— — Stoffwechselprodukt 204.
— wirkt chemotaktisch 196.
Asparaginsäure als Gärungsprodukt 232.
Assimilation der Nährstoffe **186**.
Atmungsfiguren *138.
Atmungsluft, Bakterien derselben 266.
Aussatz = Bacterium leprae 304.
Austrocknung **149**.
Autoklavensterilisation 64.
Autotrophe Organismen 111.

Bacillus 10. 91. **323**.
— acidi lactici 221.
— Amylobacter **344**.
Gärungsvermögen 230.
Geisseln *56.
Sporen 31. *54. 55. *56. *61. 63. *344.
Verhalten Sauerstoff gegenüber 135. 140.
Zellen *56. *61. *344.
— asterosporus **349**.
Polkörner 24.
Sporen und Zellen *52. *349.
— berolinensis 349.
— bipolaris 350.
Zellen, Sporenkeimung *61. *350.
— botulinus **327**.
Giftproduktion 241.
— butylicus **346**.
Gärungsvermögen 230.
— butyricus **347**.
Gärungsvermögen 230.
Sporen 63.
— *carbonis* = Bac. Chauveaui 325.
— carneus 349.

Digitized by Google

Bacillus caucasicus **343**.
Symbiose 184.
— Chauveaui **325**.
Austrocknung 150.
Geisseln 36. *325.
Färbung 274.
im Erdboden 261.
Respiration 190.
Sauerstoffbedürfnis 135. 139. 140.
Sporen 56. 63. 150.
Zellen *325.
— cholerae suum **331**.
— Chrysogloia 206.
— coli **330**.
Gärungsvermögen 217. 221. 222. 229. 230.
Geisseln *330.
Reduktionsvermögen 226.
Stickstoffquelle 122. 123.
Verhalten Giften gegenüber 180.
— Elektrizität — 165.
— Licht — 162.
— Röntgenstrahlen gegenüber 163.
— in Kohlensäure 168.
Zellen *330.
— constrictus 349.
— *cyanogenes* = Pseudomonas syncyanea 354.
— denitrificans **341**. 342.
— — (agilis) 341.
— ethaceticus 299.
— filefaciens 342.
— Fischeri **342**.
— *fluorescens liquefaciens* = Pseudomonas fluorescens 355.
— *fluorescens non liquefaciens* = Ps. Eisenbergii 355.
— *fluorescens putidus* = Ps. putida 355.
— gastromycosis ovis 326.
— Gramma 270.
— icteroïdes 331.
Bacillus indicus 349, Farbstoff 206.
— indigogenus
Farbstoff 206.
Gärungsvermögen 228.
— inflatus **350**.
Sporen und Zellen 55. *56. *350.
— kiliensis 348.
Farbstoff 206. 207.
— Licht 248.
— Wärme 209.
im Wasser 264.
Physiol. Variationen 248.
— leptosporus **350**.
Zellen, Sporen, Keimung *60. *350.
— loxosporus **351**.
Zellen, Sporen, Keimung *62. 63.
— loxosus **351**.
Zellen, Sporen, Keimung *62. 63.
— lupuliperda 199.
— Megatherium **335**.
durch Schütteln sterilisiert 168.
Involutionsformen 85.
Sporen, Keimung *52. 55. 62. 63. 65. *335.
Sporen, Austrocknung 150.
— merismopedioides 12.
— mesentericus fuscus
Kulturen *336.
Zellen und Sporen *335.
— — ruber 336.
— — *vulgatus* = Bac. vulgatus 335.
— (Proteus) mirabilis 338.
— mycoïdes ***337**.
— nigricans 206.
— nitrovorus 342.
— oedematis maligni **327**.
Austrocknung 150.
Färbung 274.
im Erdboden 261.
Sauerstoff 135. 139. 140.
Sporen 63. 150. *327.

Digitized by Google

Bacillus oedematis maligni
Zellen *327.
— orthobutylicus
Gärungsvermögen 230.
physiol. Variationen 246.
— oxalaticus 335.
Zellteilung 46. *47.
— Pasteurianus *346.
freier Sauerstoff 134.
— Stickstoff 115. 120. 121.
im Erdboden 261.
— (Urobacillus) Pasteurii 340. *341.
— perlibratus 123.
— pestis *332.
Respiration 190. 191.
Temperaturen 152.
— phosphorescens 342.
— pituitans 24.
— (Clostridium) Polymyxa 72.
— prodigiosus 347.
Elektrizität 165.
Farbstoff 206. 207.
— Gifte 248.
— Temperaturen 209.
Geisseln *33. *347.
Involutionsformen 85.
Licht 158. 162.
Protoplasma 31.
Temperaturen 154. 209.
Wuchsform *10.
Zellen *10. *33. *347.
— *Proteus* — Bac. vulgaris 233. 338.
— putrificus 338, Gärungsvermögen 233.
— radicicola 115. 338.
Involutionsformen und Zellen *85. *119. *339.
Knollen *116—*118.
— ramosus 338.
im Erdboden 261.
Temperaturen 144.
— *renale bovis* = Bacterium renale 315.
— rubellus 209.
Bacillus ruber
Farbstoff 206. 207, Sauerstoff 209.
— *sarcophysematos* = Bac. Chauveaui 325.
— subtilis 334.
Antiseptika 247.
Bewegung 40.
Entwickelungkreis 88.
Geisseln *50. *334.
im Erdboden 261.
in Luft 266.
Involutionsformen 85.
Kolonieen 75. *50.
— sterilisiert durch Zittern 168.
Sporen, Keimung *50. 54. 55. *61. *62. 63. 64.
Sauerstoff 134. 140.
Stickstoffnahrung 122.
Temperaturen 145. 152.
Variation physiologische 247.
Zellen *50. *334.
— *suipestifer* = Bac. cholerae suum 331.
— *suisepticus* = Bac. suicida 313.
— synxanthus 340.
— (Tyrothrix) tenuis 344.
Gärungsvermögen 232.
Anpassung an Gift 247.
— Tetani 323.
Austrocknung 150.
im Erdboden 261.
Kulturen *139. *324.
Licht 162.
Nahrung 113.
Respiration 190.
Sporen 51. 56. *57. 150. *324.
Zellen *57. *324.
— *thermophilus* II = Bact. viridulum 320.
— — I. III. IV. 320.
— *tuberculosis* = Bact. tuberculosis 300.
— tumescens 349.

Digitized by Google

Bacillus tumescens
Zellen und Sporen 51. *349.
Fettgehalt 31.
— typhi **328**.
Antiseptika 180.
Austrocknung 150.
Elektrizität 165.
Gärungsvermögen 221. 228.
Geisseln u. Zellen *25. *32. *328.
im Erdboden 261.
in Kohlensäure 168.
in der Luft 266.
im Wasser 265.
Kulturen *329.
Licht 159. *160.
Nahrung 113.
Plasma *16. *23. 26. 27.
Polkörner *25.
Respiration 190.
Röntgenstrahlen 163.
Sauerstoff 135.
Temperaturen 153. 154.
— typhi murium **339**.
Elektrizität 165.
— vernicosus 194.
— (Proteus) vulgaris **338**.
Enzyme 217.
Gärungsvermögen 233.
Geisseln und Zellen *32. 34. *338.
Sauerstoff 136.
— vulgatus **335**.
Zellen und Sporen 63. 64.
— (Proteus) Zenkeri 338.
Bacteriaceae 91. **293**.
Bacterium 10. 91. **294**.
— abortus **314**.
— aceti **316**.
Gärungsvermögen 225.
Kolonieen 71.
Involution, Variation 80. *81.
Zellen *317.
— acidi lactici **315**.
Gärungsvermögen 221.
Bacterium acidi lactici, Symbiose 343.
Temperaturen 153. Zellen *316.
— acnes **313**.
— *agile* = Bacillus denitrificans 341.
— amethystinum **322**.
Farbstoff 206.
— Anthracis **294**.
Antiseptika 180. speziell Sublimat **178—179**, Sublimat u. Chlornatrium **182—183**, Gewöhnung an dieselben 247.
Druckzustände 167.
Elektrizität 165.
Kulturen *139. *297.
im Erdboden 261.
Kapselbildung *19.
in Kohlensäure 168.
Immunisierung durch abgeschwächte Hühnercholerakulturen 185.
Involution 84.
Licht 159. 162.
Nahrung 113.
Plasma *23.
Respiration 190.
Röntgenstrahlen 163.
Sauerstoff 135.
Sporen 55. *295. 159. 178—180.
Temperaturen 143. 145. 152. 153. 248.
Variation 79. 82. 247.
Virulenzverlust 248.
Wuchsform *10. *294.
— brachysporum 51. **323**.
— capsulatum 190.
— casei **319**.
— chlorinum 44.
— *cholerae anatis* = folgendem
— cholerae gallinarum **311** *312.
Variation der Virulenz 81. 247.
Temperatur 154.
— coeruleum 206.
— *coli commune* = Bacillus coli 330.

Digitized by Google

Bacterium *cuniculicida* = Bact. cholerae gallinarum 311.
— diphtheriae **305**.
Antiseptika 180.
Austrocknung 150.
Gürtelbildungen *27. *305.
im Erdboden 261.
in der Luft 266.
Involution 83. 84. *305. 391.
Kulturen *306.
Licht 161.
Röntgenstrahlen 163.
Plasma *27.
Sauerstoff 135.
Temperaturen 145. 152. 154.
— *erysipelatos suum* = Bact. rhusiopathiae 310.
— erythrogenes 206. 207.
— Erythromyxa 206.
— influenzae ***308**.
fordert Hämoglobin 114. 126.
in der Luft 266.
Temperaturen 145.
— Kützingianum **318**.
Gärungsvermögen 225.
Variation 80.
Zellen u. Wuchsformen *9.* 318.
— leprae **307**.
Färbung 302.
Züchtung zweifelhaft 114.
— mallei ***309**.
Respiration 190—191.
Temperaturen 153.
— murisepticum **311**.
Temperaturen 153.
— necroseos **314**.
— Nitrobacter **321**.
— Pasteurianum ***318**.
Gärungsvermögen 225.
Kolonieen 71.
Variation *78. *79. 80.
Zellen, Zellwand *21. 22. *318.
— petroselini **323**.

Bacterium petroselini
— Sporenhaut 52.
— phlei 302.
— phosphorescens **320**.
— photometricum 146. 194.
— pneumoniae **298**.
Austrocknung 150.
Sauerstoff 135.
Zellen, Zellwand, Wuchsform *19. *298.
— pneumonicum ***299**.
— pseudodiphthericum **308**.
— pseudotuberculosis rodentium 304.
— pyelonephritidis 315.
— pyocinnabareum **322**.
— renale **315**.
— rhusiopathiae **310**.
Kulturen *139. *310.
Licht 161.
Sauerstoff *139.
Temperaturen 154.
Variation der Virulenz 249.
Zellen, u. Wuchsformen *9. *310.
— rubrum 206.
— suicida **313**.
— syphilidis **305**.
— „*termo*", siehe Bacillus vulgaris 338.
— thermophilum **319**.
— tuberculosis **300**.
Antiseptika 180.
Austrocknung 149. 150.
Gürtelbildungen *27.
Involutionsformen *83. 84. *300. *301. 391.
Langsames Wachstum in unreinen Kulturen 186.
Licht 159.
in der Luft 266.
Nahrung 114.
Plasma *27.
Sauerstoff 135.
Respiration 190. 191.
Röntgenstrahlen 163.

Digitized by Google

Bacterium tuberculosis
— Temperaturen 144 (Blindschleichen) 145. 151. 153. 154. 156. (verschiedene Medien).
— tuberculosis avium **303**.
— vermiforme 231.
— viride 44.
— viridulum 320.
— xylinum **319**.
Cellulosereaktion 22.
Gärungsvermögen 225. 231.
Bactridium butyricum 140.
— *violaceum* = Pseudomonas violacea 356.
Bakterienknöllchen der Leguminosen *116—*118.
Bakteriofluorescëin 206.
Bakteriolyse 234.
Bakteriopurpurin 43. 110.
Bakteroïden *85. 118. *119.
Bang's Necrosebacillus = Bacterium necroseos 314.
Bedeutung der Bakt. im Haushalte der Natur **268**.
Beggiatoa 92. 374. **382**.
— alba **383**.
Zellen, Plasma, Schwefelkörner *25. 41. *124.
Bewegungen 41. 42.
— arachnoidea 383.
— minima **383**.
— mirabilis **383**. *384. 72.
Beggiatoaceae 92. **382**.
Beizung der Geisseln 32.
Benzoësäure 176.
Beulenpest = Bacillus pestis 332.
Bewegungen der Bakterien **38**. **193**.
Bewegungszustände, Einfluss derselben 146. 168.
Blaue Milch = Pseudomonas syncyanea 354.
Blauer Eiter = Pseud. pyocyanea 353.
Blaugrüne Algen siehe Cyanophyceen.
Blausäure 146.
Borsäure 149.
Botryomyces, *Botryococcus ascoformans*, *Botryomykom* = Micrococcus botryogenus 284.
Botulismus 240.
Bradsot-Bacillus = Bac. gastromycosis ovis 326.
Brom 175. 180.
Brown'sche Molekularbewegung 38.
Brunnenfaden = Crenothrix polyspora 380.
Brunnenwasser, Bakterien desselben 264.
Bütschli'sche Zellendeutung 28.
Buttersäure, Buttersäuregärung 212. 227. **230**.
Buttersäurebakterien
Sporen 63.
Austrocknung 150.
Sauerstoff 135. 139.
in der Luft 266.
Butylalkoholgärung 230.

Cadaverin 233.
Caesalpiniaceen, Wurzelknöllchen **120**.
Calcium als Nährstoff 103. **107**.
Cellulase 227.
Cellulosegärung **227**.
Cellulosereaktion bei Bakterien 22.
Centralkörper 28.
Cerebrospinalmeningitis, siehe Micrococcus intracellularis 284.
Chaetocladiaceen 301.
Chamaesiphon 374.
Chemische Beschaffenheit des Plasmas 30.
Chemotaxis **194**. *196.
Chinin 129.
Chinosol 171.
Chlamydobacteriaceae 92. **375**.
Gonidien 65.
Zellen, Zellwand 21.

Digitized by Google

Chlamydothrix 92. 374. **375.**
— hyalina **376.**
Gonidien u. Zellfäden *11. 66. *67. *377,
— ochracea **376.**
Chlor, Chlorcalcium, Chlornatrium als Nährstoffe 103. 106. 122.
Chlor, Chlorkalk, Chlorwasser als Antiseptika 175. 180.
Cholera = Microspira Comma 359.
Cholerarot-Reaktion 361.
Choleratoxin 239.
Chondromyces crocatus *75.
Chromogene Bakterien 42. 136.
Chromopare — 43. 205.
Chromophore — 43. 205.
Chromatinkörnchen 24.
Chromatium Okenii = Pseudomonas Ok. 357.
— *vinosum* = Pseudom. vinosa 358.
Citronenform 55.
Cladothrix 92. 374. **380.** 392.
— *asteroïdes* = Actinomyces ast. 394.
— *canis* = Actin. canis 395.
— dichotoma **381.**
Eisen 125.
Geisseln 34. *35.
Gonidien *69. *381.
Plasma *23.
Zellen, Zellfäden, Wuchsform *12. *47. *381.
Zellwand *20.
Clathrococcus 91. **292.**
— roseo-persicinus **293.**
Farbstoff 44. 110.
Zellen, Wuchsform *9. *44. *110. *292.
Clathrocystis Wuchsform 8. 9.
— *roseo-persicina* = Clathrococcus ros.-pers. 292.
Claudius' Färbungsverfahren 274.
Clostridium 55.
Clostridium butyricum = Bacillus Amylobacter 344.
Clostridium Pasteurianum = Bacillus Past. 346.
— *Polymyxa* = Bacillus Polymyxa 72.
Coccaceae 47. 90. **276.**
Coccobacterium 10.
Corynebacterium diphtheriae = Bacterium diphth.
— *mallei* = Bacterium mallei.
Crenothrix 92. 374. **380.**
— polyspora **380.**
Eisenoxydul 125.
Zellen, Gonidien, Fäden 66. *68. 69. *379.
Crotin 243.
Cyankalium als Kohlenstoffquelle 129.
Cyanophyceen 16. 58. 70. *93. *94 95. **373.**
Cyanverbindungen unbrauchbar als Kohlenstoffquelle 113.
Cyanwasserstoff als Gift 172.
— als Gärungsprodukt 228.
Cytase 192.

Dauersporen 49.
Dekoagulation 234.
Dekompositionen **229.**
Denitrifikation **226.**
Denitrifikationsbakterien 122. 134.
Desinfektion 126. 169. **175.**
Stärke der Flüssigkeit in der Praxis 180.
Destilliertes Wasser als Nährstoff 102.
Salzgehalt 102.
Dextrangärung 231.
Dextrose 211. 227.
Diastase 213. 227.
Dikaliumphosphat als Nährstoff 106.
— speziell der Salpeterbakterien 122.
Dimorpha radiata *95.
Diffuse Geisseln 33.
Diphtherie = Bacterium diphtheriae 305.

Digitized by Google

Diplobacillus, Diplobacterium 11.
Diplococcus 6.
— *Fraenkelii* = Bact. pneumoniae 298.
— *Gonorrhoeae* = Micrococcus Gonorrhoeae 282.
— *intracellularis meningitidis* = Micrococcus intracellularis 284.
— *pneumoniae* = Bacterium pneumoniae 298.
— pyogenes 209.
Disaccharide 229.
Discomyces equi = Micrococcus botryogenus 284.
Dispora caucasica = Bacillus caucasicus 289.
Dissimilation **186**.
Dissociationsgrad der Antiseptika 181.
Druckzustände 147. **167**.
Druse des Pferdes = Streptococcus equi 278.
Dulcit als Kohlenstoffquelle 113.
— als Gärungsprodukt 221. 229.

Eingeweide arktischer Tiere 255.
Eis, Bakterienleben 255.
Eisen als Nährstoff 103. 106.
Eisenoxyd, Eisenoxydul 126. 226.
Eisenbakterien 107. **125**.
Eiweissstoffe
— als Kohlenstoffquelle 113. 114.
— — Stickstoffquelle 123.
— — Gärungsprodukte 228. 231.
— — Stoffwechselprodukte 204.
— in der Zellwand 21.
Elaeagnus, Wurzelknollen 339.
Elektrizität 146. **164**.
Einfluss auf Leuchtvermögen 201.
Elektrolyse in Nährböden 165.
Elektrolyten 181. 182.
Emulsin 212. 228.
Endocysten 96.
Endosporen 49. 57.
Endothermische Verbindungen als Kohlenstoffquelle 129.
Endständige Geisseln 34.
Engelmann's Versuch 110.
Entwickelungskreis der Bakterien 88.
Enzyme **210**. **213**.
— notwendig für die Assimilation 130. 204.
Erdboden, Bakterien desselben **258**.
Erysipel = Streptococcus erysipelatos 278.
Erythrit 229.
Essigsäure als Kohlenstoffquelle 113.
Essigsäuregärung 212. 222. **225**. 230.
Essigsäurebakterien
Involutionsformen 85.
Sauerstoffbedürfnis 134.
Euterentzündung = Streptococcus agalactiae 279.
Exkrete 202. 210.
Exkremente arktischer Tiere 255.

Fakultative Anaërobionten 134. **135**.
— Aërobionten 134.
Färbung der Bakterienzelle 16. 273.
Fäulnis 231. 232.
Fäulnisalkaloïde 233.
Fäulnisbakterien
Austrocknung 150.
Druckzustände 167.
Gärungsvermögen 233.
in der Luft 266.
Sauerstoff 136.
Temperatur 145.
Farbstoffe **42**. 204. **205**.
Farcin du boeuf = Actinomyces bovis 394. 85.
Fadenbakterien 91. **373**.
Febris recurrens = Spirochaete Obermeieri 371.
Fechner-Weber'sches Gesetz 197.
Fermente siehe Enzyme.
Fermentation des Tabaks 199.

Digitized by Google

Ferrosulfat als Nährstoff der Salpeterbakterien 122.
Fett als Zellinhalt 31.
— — Kohlenstoffquelle 113.
— — Gärungsmaterial 228.
Fettsäuren als Antiseptika 176.
— — Nährstoffe 113.
— — Stoffwechsel- und Gärungsprodukte 204. 229 ff.
— — Gärungsmaterial **229**.
Finsen's Lichttherapie 159. 161. 163.
Fixierung der Zellen 16.
Flagellaten 96.
Fleischmilchsäure als Nährstoff 113.
— — Gärungsprodukt 222.
Flüchtige Stoffe 204.
Fluoreszierende Bakterien 206.
Formaldehyd, Formalin, Formol, Formochlorol als Antiseptika 180. 176. 173 (mit Alkohol versetzt).
Formaldehyd schwefligsauresNatron als Kohlenstoffquelle 113.
Fossile Bakterien 270.
Fragmentation 388.
Froschlaichbakterie = Streptococcus mesenterioïdes 279.
Fruktose 221. 225.

Gärung **218**.
Gärungsprodukte **210**.
Gärungsmilchsäure als Nährstoff 130.
— als Gärungsprodukt 222.
Galaktose 221.
Gase als Stoffwechselprodukte 204.
Gebirge, Bakterienleben 256.
Geisseln **31**. Geisselbüschel 33. Geisselzöpfe 36.
Gegenseitigkeitsverhältnis der Nährstoffe 127.
Gelbfieber, siehe Bacillus icteroïdes 331.
Geographische Verbreitung der Bakterien **254**.
Giftstoffe, allgemeine u. spezielle 171.
— als Gärungsprodukte 233.
— Sporen gegenüber 64.
Giftstarre 41.
Giftwert, kleiner und grosser 170.
— relativer 171.
Gipsbildung der Schwefelbakterien 125.
Gletscher, Bakterienleben 256.
Glycerin als Kohlenstoffquelle 113. 114. 127. 200.
— als Gärungsmaterial 220. 229.
— wirkt nicht chemotaktisch 195.
Glykoformal 177.
Glykokoll 232.
Glykonsäure 225.
Glykose 221. 225.
Glykoside als Kohlenstoffquelle 129.
— — Gärungsmaterial 228.
Gold als Antiseptikum 175.
Gonidien 49. **65**.
Gonococcus, *Gonorrhoe* = Micrococcus Gonorrhoeae 282.
Granulobacter butylicum = Bacillus butylicus 346.
Grüne Bakterien 44. 111. 158.
Grüner Eiter = Pseudomonas pyocyanea 353.
Gymnotriche Bakterien 33.

Hagel, Bakteriengehalt 264.
Hapalosiphon laminosus (Cyanophycee) lebt bei 90° 144.
Haplobacterinae 90. **274**.
Harnstoff
als Kohlenstoffquelle 113. 129.
— Stickstoffquelle 123.
— Gärungsmaterial 211. 228.
Hemmungswert 170.
Heterocysten 59.
Heterotrophe Organismen 111.
Heubacillus = Bac. subtilis 333.

Digitized by Google

Hexosen 229.
Hexonbasen 232.
Hippophaë, Wurzelknollen 339.
Hippursäure 228.
Histidin 232.
Höllenstein 176.
Hog-cholera = Bacillus cholerae suum 331.
Hopfengärung 199.
Hormogonien 70.
Hostienblut = Bacillus prodigiosus 347.
Hühnercholera = Bacterium cholerae gallinarum 311.
Hühnertuberkulose = Bacterium tuberculosis avium 256.
Hydrochinon 176.
Hydrolyse 227. 211. 130.
Hydroxylamin 175.
Hyphomyceten 386.

Immunität 242.
Indigogärung, Indikan 228.
Indol 204. 232.
Influenza = Bacterium influenzae 308.
Intramolekulare Atmung 136. 192.
Invertase, Invertin 211. 227.
Involutionsformen 5. 78. 82.

Jod, Jodoform 175.

Kälberdiphtherie. = Bacterium necroseos 314.
Kalium, Einfluss auf die Farbstoffbildung 208.
— als Nährstoff 103.
Kalihydrat 175. 180.
Kaliumpermanganat, antiseptische Eigenschaften 175. 180.
Kalisalze chemotaktisch 195.
Kalkwasser antiseptisch 175.
Kapsel, Kapselbakterien 19.
Karbolsäure, -wasser, -öl als Antiseptika 176. 180. 173 (mit Alkohol).
— als Kohlenstoffquelle 129. 183.
Kartoffelbakterie = Bac. vulgatus 335.
Kasease 232. 234.
Kefirkörner, Kefirgärung, Kefirorganismen 73. 184. 224. 343.
Keimstäbchen 59.
Keimung der Sporen 59.
Kerne der Bakterienzelle 29.
Keulenform 56.
Kieselsäuregallerte als Nährboden 110. 253.
Klauenpanaritien = Bact. necroseos 314.
Knöllchenbakterie der Leguminosen = Bac. radicicola 338.
Koagulation 234.
Koch's Dampfsterilisierungsapparat 155.
— Gelatine-Verteilungsverfahren 77. 252.
Kohlenhydrate
Bedeutung für Lichtentwickelung 200.
Bedeutung für Farbstoffbildung 208.
als Stoffwechselprodukt 204.
Dekomposition 229.
Nährwert 113. 116. 126 ff.
Kohlensäure als Stoffwechselprodukt 189. 222. 232.
Kohlensäureassimilation
von grünen Bakterien 111.
— Purpurbakterien 110. 125.
— Salpeterbakterien 109.
Kohlenstoff als Nährstoff 108. 103. 128. (Bedeutnng der verschiedenen chemische Bindung).
— Kreislauf desselben 113. 268.
Kohlenwasserstoffgase 226. 232.
Kokardenkolonieen 366.
Kolonieen 71. 76.
Konidien 388.
Konzentration der Nährstoffe 104.

Digitized by Google

Konzentration der Antiseptika 173.
Kreislauf des Kohlenstoffs 113. 268.
— — Stickstoffs 114—124. 269.
Kresol 176. 204.
Kugelbakterien 90. **276.**
Kugelform 4. 6.
Kulturflüssigkeiten 106.
— für Salpeterbakterien 121—122.
Kumysbacillus = Bac. caucasicus 343.
Kupfer, Kupfersulfat 175. 180.

Lab 211. 234.
Lävulose 211.
Laktase 228.
Laktose 221.
Lampenputzer-Kolonie 311.
Lebensäusserungen **186.**
Lebensansprüche **101.**
Lebensverhältnisse **147.**
Leberbeulen, Lebernekrosen = Bact. necroseos 313.
Leguminosenbakterien 120.
Leimstoffe als Stickstoffquelle 123.
Lepra = Bact. leprae 304.
Leptothrix 11. 66. 375.
— *ochracea* = Chlamydothrix ochracea 376.
Leucin als Stickstoffquelle 123.
— — Gärungsmaterial 212. 232.
Leuconostoc = Streptococcus mesenterioides 281.
Leukocyten 197.
Licht 146. **157.**
Einfluss auf Bewegungsvermögen 194.
— — Farbstoffbildung 208.
— — Nährlösungen 162.
— — Leuchtvermögen 200. 221.
— — Kohlensäureassimilation 110. 111.
— schädlich 146. 159, Rolle bei der Selbstreinigung der Flüsse 161. 262.
Lichtentwickelung der Bakterien **199** ff.
Linksmilchsäure 222.
Lipasen 212. 216. 228.
Lipochrome 207.
Lockenkopfkolonie 297.
Lösung der Nährstoffe notwendig für die Assimilation 105.
Lophotriche Geisseln 33.
Luciferin 202.
Luft, Bakterienleben **265,** speziell der arktischen 255.
Lupus, Heilung durch Licht 161.
— — — Röntgenstrahlen 164.
Lyngbya 374.
Lysin 232.
Lysine 169. 235. 242.

Madura-Fuss = Actinomyces madurae 394.
Mäusetyphus = Bacillus typhi murium 333.
Magnesium als Nährstoff 103. 107.
— Bedeutung für die Farbstofibildung 208.
Magnesiumsulfat als Nährstoff 106. 121.
Makroaërophile Bakterien 192.
Makrogonidien 67.
Malignes Oedem = Bac. oedematis maligni 327.
Malleïn 309.
Mallomonas Ploesslii *95.
Maltase 228.
Mannit 221. 225. 229.
— als Kohlenstoffquelle 113.
Mechanische Bewegungen 167.
Meere, Bakterienleben 257, speziell der arktischen 255.
Meerleuchten 199.
Mehratomige Alkohole 225. 229.
Mehrbasische Säuren 204.
Meningitis cerebrospinalis, siehe Micrococcus intracellularis 284.

Digitized by Google

Mercaptan 232.
Merismopedia 7. 8.
— *littoralis* = Planococcus litt. 287.
Metabiose 132. 184.
Metallsalze als Antiseptika 175. 223.
Methan 204.
Methylviolett-Pikrinsäure-Färbungs-Methode 274.
Micrococcus 6. 90. **281**.
— acidi lactici **286**.
Gärungsvermögen 221.
— *ascoformans* = Micr. botryogenes 284.
— aurantiacus 206, 286.
— botryogenes **284**.
— cinnabarinus 287.
— citreus 206. 286.
— cyaneus 287.
— flavus 206. 286.
— Gonorrhoeae **282**.
Zellen *6. *283.
Temperatur 154.
— intracellularis **284**.
— — equi 284.
— lactis I. II. 221.
— luteus 286.
— oblongus 225.
— Pflügeri = Micr. phosphoreseus 285.
— phosphoreus **285**.
— prodigiosus = Bac. prodigiosus 347.
— pyogenes **283**.
Austrocknung 150.
Antiseptika 180.
Kultur *284.
Respiration 190.
Röntgenstrahlen 163.
Sauerstoff 135.
Temperatur 153.
— — *α*. aureus ***283**. *6.
— — *β*. albus 284.
— — *γ*. citreus **248**.
— — tenuis 228.
— roseus 287.
— (Thiopolycoccus) ruber 282.
Micrococcus scarlatinus 287.
— sulfureus 206. 287.
— *tetragenus* = Sarcina tetragena 289.
— urea **286**.
Kohlenstoffquelle desselben 113.
— — liquefaciens 286.
— violaceus 206. 287.
Microspira 14. 91. **359**.
— annularis 365.
— aquatilis 364.
— berolinensis 364.
— caraïbica **365**.
— Comma **359**.
Antiseptika 180.
Austrocknung 150.
Gärungsvermögen 221. 228.
Geisseln *33. *359.
im Erdboden 261.
— Wasser 265.
Involutionsformen 84. *87.
Kulturen *361.
Licht 161.
Plasma, Polkörner *16. *23. 26.
Respiration 190.
Röntgenstrahlen 163.
Sauerstoff 135.
Temperaturen 145. 152—154.
Variabilitätskreis *87.
Zellen *14. *87.
— coronata 365.
— danubica 364.
— Dunbari **364**.
— Finkleri **364**.
— luminosa **365**.
Sauerstoff 134.
— Metchnikowi 363.
— nigricans 206.
— tyrogena **364**.
Mikroaërophile Bakterien 192.
Mikrogonidien 67.
Milchsäure als Nährstoff 113. 130.
— — Stoffwechselprodukt 212. 229.

Digitized by Google

Milchsäuregärung **221**.
Milchsäurebakterien
Austrocknung 150.
in der Luft 266.
Sauerstoff 136.
Symbiose 184. 185.
Gärungsvermögen 221—223. 230.
Milzbrand = Bacterium anthracis 294.
Mimosaceen, Wurzelknöllchen 120.
Mineralische Nährstoffe **106**.
Molekularstruktur, Bedeutung derselben für den Nährwert 129.
Molekulargewicht der Antiseptika 179—180.
Monas Okenii = Pseudomonas Okenii 357.
— *prodigiosa* = Bacillus prod. 347.
Monococcus 6.
Monotriche Bakterien 33.
Morphen 5.
Morphin als Kohlenstoffquelle 129.
— — Antiseptikum 172.
Muscarin 233.
Mycobacterium tuberculosis = Bacterium tuberc. 300.
Mycofibrom = Micrococcus botryogenes 284.
Mykoprotein 31.
Myrosin 212.
Myxobakterien 75.
Myxococcus coralloides 75.

Nährstoffe **101**.
chemische Konstitution u. Verbrennungswärme 128.
Gegenseitigkeitsverhältnis 127.
Molekularstruktur 129.
Bedeutung für Bewegungen 193.
— — Leuchtvermögen 162.
— — Antiseptika 178.
Nagelkultur 299.
Nahrungsmangel **149**.
Natrium als Nährstoff 103.
Natriumkarbonat, — Nitrit als Nährstoffe 122.
Nebenprodukte der Gärungen 222.
Nephritis, siehe Pseudomonas pyocyanea 353.
Neuridin, Neurin 233.
Neutuberkulin 240. 303.
Nickel 175.
Nitragin 121.
Nitrate, Nitrite 225. 226.
Nitrat-, Nitritbakterien 109. 110. 123. 321. 352.
Kulturlösung 121—122.
Nitrifikation 225.
Nitrile als Kohlenstoffquelle 113. 129.
Nitrobakterien siehe Salpeterbakterien.
Nitromikrobium siehe Bacterium Nitrobacter 321.
Nitroso-Indol Probe 361.
Nitrosomonas europaea = Pseudomonas eur. 351.
— javanensis = Pseud. jav. 352.
Nocardia, Nocardiaceae = Actinomyces Actinomycetes.

Obligate Aërobionten, Anaërobionten 134. 135.
Oospora, Oosporeae siehe Actinomyces, Actinomycetes.
Ophidomonas jenensis = Spirillum jen. 370.
— *sanguinea* = Spir. sang. 370.
Ophthalmiten, siehe Pseudomonas pyocyanea 353.
Organische Stoffe untauglich als Nahrung der Salpeterbakterien 122.
Oscillatoria 374.
— tenuis *93.
— terebriformis *45.
Otiten, siehe Pseud. pyocyanea 353.
Oxalsäure als Antiseptikum 113. **176**.
—, Kohlenstoffquelle 113. 129.

Digitized by Google

Oxalsäure als Kohlenstoffquelle Gärung 229. **231.**
Oxydasen, oxydierende Enzyme 212. 220. 225.
Oxydationen **225.**
Oxypropionsäure 222.
Oxysäuren als Kohlenstoffquelle 113.
— — Stoffwechselprodukte 204.
— — Gärungsprodukte 229. 232.
Ozon 165. 166. 175.

Papilionaceen, Wurzelknollen 120.
Parachromophore Bakterien 43. 205.
Paramilchsäure 130. 222.
Parasitismus 114.
Paresen, siehe Pseudom. pyocyanea 353.
Pasteurisierung 154.
Pasteur's Gärungstheorie 133. 235.
Pathogene Bakterien, Nahrung 114. Symbiose 185.
Pentosen 221. 229.
Pepsin, Peptase, Peptasegärung 221. 228. **231.**
Peptone, chemotaktisch 196.
— als Kohlenstoffquelle 113.
— — Stickstoffquelle 123.
— — Stoffwechsel- und Gärungsprodukte 204. 232.
Peptonbakterien (Beijerinck) 123.
Peritriche Bakterien 33.
Permanent-obligate Anaërobionten 136.
Pest, *Peste bubonique* = Bacillus pestis 332.
Phagocytose 197.
Phenol siehe Karbol.
Phosphor als Nährstoff 103.
Phosphorsäure in Bakterienachse 107.
— notwendig für Fluorescenz 208.
— Bedeutung für Pigmentbakterien 107.
Phosphoreszierende Bakterien 85. **200.**
Phosphorwasserstoff **226.** 232.
Photobacterium Fischeri = Bacillus Fischeri 342.
— *indicum* = Bacillus phosphorescens 342.
— *javanense* = Pseudomonas jav. 353.
— *luminosa* = Microspira lum. 365.
— *phosphorescens* = Bacter. phosph. 320. = Microc. — 285.
Photobakterien 136. 200.
Phototaxis 194.
Phragmidiothrix 374.
Pied de madura = Actinomyces madurae 394.
Pigmentbakterien, siehe Farbstoffbakt.
Planococcus 91. **287.**
— casei 288.
— citreus **287.**
— (Merismopedia) littoralis *8. **287.** *288.
— ochroleucus 206. 209.
Planosarcina 91. **291.**
— agilis 206. **291.**
— mobilis 29. ***291.**
— rufa 292.
— ureae **292.**
— (Thiocystis) violacea **292.**
Plasmaverbindungen 47.
Plasmolyse 16. 17.
Plattenkulturen 77,
Plectonema *93. 374.
Pleomorphie 78 ff.
Pleurocapsa 374.
Pneumobacillus Friedländeri = Bact. pneumonicum 299.
— *Fraenkelii* = Bact. pneumoniae 298.
Pneumonie = Bact. pneumoniae 298.
Pneumonie-Coccus = Bact. pneumonicum 299.
Podocarpus, Wurzelknollen 339.
Polare Geisseln 33.
— Keimung 60.

Digitized by Google

Polkörner 26.
Polysaccharide 229.
Präparationsplasmolyse 18. 26.
Presssaft, Buchners 218.
Proenzyme 216.
Propeptone 232.
Propionsäure als Kohlenstoffquelle 113.
— — Gärungsprodukt 230.
Protargol 176.
Proteolytische Enzyme 212.
Proteus mirabilis = Bacillus mir. 338.
— *vulgaris* = Bacillus vulg. 338.
Protoplasma **22**.
Prototrophe Organismen 111.
Pseudomonas 91. **351**.
— amethystina 357.
— berolinensis 357.
Farbstoff 206.
im Wasser 264.
— coerulea 357.
— Eisenbergii 355.
— erythrospora 206. **356**.
— europaea **351**. *352.
— fluorescens 206. **355**.
— ianthina 206. 357.
— Iris 206.
— javanensis **352**.
Zellen u. Geisseln *35. *109.
— javanica **353**.
— macroselmis *34. 206. ***356**.
— (Chromatium) Okenii ***357**.
Zellplasma, Schwefelkörner etc. *25. *28.
Zellwand 18.
— putida 206. 355.
— pyocyanea **353**.
Druckzustände 168.
Farbstoff 206, Verlust desselben durch Einwirkung von Giften 204, do. von hohen Temperaturen 248.
Elektrizität 165.
Gifte 180. 248.
Pseudomonas pyocyanea
Nährstoffe 122.
Pseudomonas, Temperaturen 153. 248.
Variationen 248.
Zellen und Geisseln *34. *301.
— smaragdina 206.
— syncyanea **354**.
Farbstoff 206. 208; Verlust durch Einwirkung von Giften und hohen Temperaturen 248.
Zellen u. Geisseln *33. *355.
— (Chromatium) vinosa **358**.
— violacea **356**.
Farbstoff 43. 205. 206.
— virescens 206.
Pseudo-Cholerabakterien 363.
Pseudopodien — Natur der Geisseln 37.
Pseudotuberkulosen 85. 304. 395.
Psychrophile Bakterien 144.
Ptomaïne 233.
Puerperalfieber = Streptococcus erysipelatos 278.
Purpurbakterien
Nährstoffe 110. 124.
Kohlensäureassimilation 125.
Licht 146. 158.
Putrescin 233.
Pyelonephritis = Bact. renale 315.
Pyrocatechin 176.

Quecksilbersalze 175.
Quercit 229.

Rauschbrand = Bacillus Chauveaui 325.
Reaktion, des Nährsubstrats 104.
— Bedeutung bei der Sterilisation 151. 156.
Rechtsmilchsäure 222.
Reduktionen **226**.
Reifung des Käse 232.
Reinkultur 77.
Relativer Giftwert 171.

Digitized by Google

Resorcin 176.
Respiration **189**.
Rhamnose 221.
Rheotaxis 194.
Rhizobium leguminosarum = Bac. radicicola 338.
Ricin 242.
Rinderwurm = Actinomyces bovis 394.
Röntgenstrahlen **163**.
Rostpilze, Pleomorphie 86.
Rote Körner 29.
Rotz = Bacterium mallei 309.
Rückfallfieber = Spirochaete Obermeieri 371.

Saccharomyceten *97.
Symbiose mit Bakterien 184. 344.
Saccharose 221.
Salicylsäure 176.
Salpeterbakterien **104**. **109**.
Nährstoffe 121.
Sauerstoff 134.
Symbiose 184.
im Erdboden 261.
Salpetersäure als Antiseptikum 175.
Salpetrigsaure Salze als Nährstoffe 121.
Salze, chemotaktische Wirkung.
Salzsäure 175.
Sarcina 8. 90. **288**.
— aurantiaca 206. 290.
— citrea 290.
— flava 206. 290.
— lutea, Farbstoff 206. 290.
Sauerstoff 134.
— pulmonum **290**.
— rosacea 206. 290.
— rubra 206.
— tetragena *8. *18. *289.
— ventriculi **289**.
Zellen *8. *289.
Farbstoff 206.
Sarcinastrum 374.
Sauerstoff **132** ff.
— als Gift 175.
— — Nährstoff 103. 105.
— Bedeutung für die Farbstoffbildung 209.
— — — — Lichtentwickelung 199.
— — — — Wirkung desLichts 162.
— — — — Bewegung 194.
— — — — Nährstoffe 127.
— Verhalten in Stichkulturen *139. 140.
Sauerstoffspannung **137**. 193.
Scheidenbakterien 92. **375**.
Gonidien 65.
Sporen 64.
Wand 21.
Schinkenvergiftung 241.
Schizomycetes, Schizophytae 45. 95.
Schlangengifte 242.
Schleimgärung 231.
Schnee, Bakterienleben 255.
Schraubenbakterien 91. **358**.
Schraubenform 4. 13.
Schreckbewegungen 194.
Schwärmer 339.
Schwefel **123**. 24. 103. 226.
Schwefelbakterien **94**. **123**.
Sauerstoff 134.
Bewegung 194.
Gärungsvermögen 226.
Plasma 24.
Mineralstoffbedürfnis 107 – 109. 123.
Gipsbildung 125.
Schwefelsäure
Antiseptikum 175.
Gärungsprodukt 226.
Stoffwechselprodukt 125.
Schwefelwasserstoff
Gärung 226. **227**. 232.

Digitized by Google

Schwefelwasserstoff, Nahrung der Schwefelbakterien 108. 124.
Schweflige Säure 175.
Schweinepest = Bac. cholerae suum 331.
Schweinerotlauf = Bacterium rhusiopathiae 310.
Schweineseuche, deutsche = Bacterium suicida 313.
Segmentation 388.
Seitenständige Geisseln 34.
Sekrete 202.
Selbstentzündung 198.
Selbstreinigung der Flüsse 161. 262.
Septichaemieen 299. 354.
— haemorrhagica 311.
Silber, Silbernitrat als Antiseptika 175. 176. 178. 173 (mit Alkohol).
Skatol 204. 232.
Sorbit 229. 225.
Sorbose 255.
Spaltpflanzen, siehe Schizophytae.
Spezifische Gifte 171.
Spirillaceae 90. **358.**
Spirillum 14. 91. **365.**
— *cholerae asiaticae* = Microspira Comma 359.
— concentricum **366.**
— desulfuricans **367.**
Sauerstoff 135.
Schwefelwasserstoffbildung 227.
— Ehrenbergii **365.**
— endoparagogicum **367.**
Zellen u. Sporen 7. 50. 63.
— *Finkler-Prior* = Microspira Finkleri 364.
— jenense 371.
— Rosenbergii *14. *25. 370.
— rubrum **365.**
Farbstoff 206. 219.
Sauerstoff 209.
im Wasser 264.
Zellen u. Geisseln *35. *366.
— (Thiospirillum) sanguineum **369.**
Spirillum sanguineum
Nährstoffe **110.**
Zellen u. Geisseln *44. *110. *370.
— serpens *13. *369.
— sporiferum **365.**
— tenue **369.**
Sauerstoff 111.
Zellen u. Geisseln *13. *369.
— *tyrogenum* = Microspira tyrogena 364.
— undula **368.**
Plasma, Zellen, Geisseln *14. 16. *18. *23. *36. *368.
Sauerstoff 111.
— violaceum 371.
— volutans *13. *368.
Spirochaete 15. 42. 91. **371.**
— anserina 372.
— dentium 572.
— *febris recurrentis* = Sp. Obermeieri 371.
— gigantea *372. **373.**
— Obermeieri *14. *371.
Bewegung 41.
— plicatilis *14. *41. **372.** *371.
Bewegung 41.
Spirosoma 358.
Spirulina 275.
Sp. subsalsa 94.
Sporen **49** ff. **53.**
— Widerstandsfähigkeit gegen Austrocknung 149. 150.
— Gifte 172. **178—180.**
— extreme Temperaturen 152. **154.** 155. 336.
Stäbchenbakterien 91. **293.**
Stäbchenform 4. 9. *48 (Teilung).
Stärke im Plasma 31.
in den Sporen 57.
in der Wand 22.
— Hydrolyse 227.
Staphylococcus 6.

Digitized by Google

Staphylococcus pyogenes aureus = Micrococcus pyogenes a aureus 283.
Stereoisomere Verbindungen als Nährstoffe 130.
Sterilisation 148.
Stichkulturen 77, von Aërobionten und Anaërobionten *139. 140.
Stichococcus 45.
Stickstoff als Nährstoff **114** ff. 103.
— als Gärungsprodukt 226. 232.
Leben ohne Stickstoffnahrung 102.
Stoffwechselprodukte **202. 204.**
Strahlenpilze 85. 386.
Strassenbesprengung, Nutzen derselben 265.
Streblotrichia 374.
Streptobacillus 11.
— *pseudotuberculosis rodentium* = Bact. pseudotuberculosis 304.
Streptobacterium 11.
Streptococcus 7. 90. **276.**
— acidi lactici **281.**
Gärungsvermögen 221.
— agalactiae (contagiosae) 279.
— *brevis* = Str. pyogenes 277.
— equi **278.**
— erysipelatos *277. *7.
Licht 161.
— *lanceolatus Pasteuri* = Bacterium Pneumoniae 298.
— *longus* = Str. pyogenes 277.
— *mastitidis sporadicae* (vel *epidemicae*) = Str. agalactiae 279.
— mesenterioïdes **279.**
Kapseln u. Zellen 19. *20. *280.
Sporen 58. 59.
Gärungsvermögen 231.
Zoogloeen 73.
— pyogenes **277.**
Kultur *278.
Zellen u. Wuchsform 58. *277.
Sauerstoff 135.
Temperaturen 153.
Streptotricheae 85 = Actinomycetes 386.
Streptothrix = Actinomyces 375. 392.
Stichkulturen 77.
Strychnin 172.
Stylosporen 301.
Sublimat als Antiseptikum 175; mit Alkohol 173, mit Chlornatrium 182—183, Versuche mit Milzbrand 178—179.
— wirkt chemotaktisch 195.
Sulfate 108. 123. 204.
Sulfosäuren 204. 233.
Sumpfgasgärung 135. 230.
Svinepest = Bac. cholerae suum 331.
Symbiose **183.** 249.
der Fäulnisbakterien 131.
— Nitrobakterien 132.
Synthesen 188. **233.**
System der Bakterien 89.

Tabaksgärung 199.
Temperaturen **141.** Kurve *142.
Einfluss auf Antiseptika 174.
— — Bewegung 193.
— — Enzyme 214. 215.
— — Farbstoffbildung 209.
— — Leuchtvermögen 201.
— — Nährstoffe 127. 156.
— — Variationen 80. 248.
— extreme **151.**
Temporär-fakultative Anaërobiose 137.
Tetanolysin 239.
Tetanus = Bac. Tetani 324.
Tetanustoxin 239.
Tetracoccus 7. 8.
Thermophile Bakterien **144.**
Gärungsvermögen 223.
Sauerstoff 136.
Symbiose mit Fäulnisbakterien 145.
Wärmeentwickelung 198.
Thiobakterien = Schwefelbakterien.

Digitized by Google

Thiocystis rufa u. *violacea* = Planosarcina 292.
Thiopedia rosea 288.
Thiopolycoccus = Micrococcus ruber 282.
Thiosarcina rosea = Sarcina rosea 290.
Thiospirillum sanguineum = Spirillum sanguineum 379.
Thiothrix 92. 374. **376.**
— nivea *70, *125. ***378.**
— tenuis *70. *125. ***378.**
— tenuissima 378.
Thymol 176. 179.
Timothee-Bakterie = Bacter. phlei 302.
Toluol 176.
Toxalbumine 240.
Toxine **238.** 204. 233.
Traubenzucker 212.
Trichloressigsäure 176.
Trichobacterinae 86. 91. **373.**
Trimethylamin 232.
Trockenstarre 40.
Trommelschlägelform 56.
Trypsin 211. 216. 228; Trypsingärung 232.
Tryptophan 232.
Tuberkulin 303.
Tuberkulose = Bacter. tuberc. 300.
Tyndall's fraktioniertes Sterilisationsverfahren 156.
Typhus = Bac. typhi 327.
Tyrosin 212. 232.
Tyrothrix sp. 232.
— *tenuis* = Bac. tenuis 344.

Urase **211.** 219. 228.
Urobacillus Pasteurii = Bac. Pasteurii 340.
Urobakterien 286.
Urtypus der Organismen wahrscheinlich eine Bakterie 112. 270.

Vakuolen 22.
Variationen, morphologische 78.
— physiologische **243.**
Variabilitätskreis 87. 88.
Verbreitung der Bakterien **251.**
Verbrennungswärme der Nährstoffe 128. 129.
Vermehrung **45.**
Verwandtschaftsverhältnisse der Bakt. 89.
Verwerfens, Bacillus des seuchenhaften— = Bact. abortus 314.
Vibrio 12. 364.
— *cholerae asiaticae* = Microspira Comma 359.
— *Dunbar* = Microspira Dunbari 364.
— *Finkler-Prior* = Microspira Finkleri 364.
— *Metchnikowi* = Microspira Metchnik. 363.
— *phosphorescens* = Microsp. Dunbari 364.
— — *Proteus* = Microsp. Finkleri 364.
— Rugula 12.
— *serpens* = Spirillum serpens 369.
„*Vibrion butyrique*" 133.
„— *septique*" = Bac. oedematis maligni 327.
Vogeltuberkulose = Bact. tubercul. avium 303.
Vorkommen der Bakterien **251.**

Wärmeentwickelung **197.**
Wand, Wandbildung **18** ff.
Warenballenform 8.
Wasser, Bakterienleben **261.**
— — arktische Gebiete 255.
— — als Nährstoff **105.**
— — — Stoffwechselprodukt 226.
Wasserdämpfe als Sterilisationsmittel 155.
Wasserstoff als Nährstoff 103. 105.
— als Stoffwechselprodukt 226.
Wasserstoffhyperoxyd 175.

Digitized by Google

Weinsäure als Kohlenstoffquelle 113.
Widal's Probe 235.
Wuchsformen **5**.
— makroskopische **71**.
Wunderbakterie = Bac. prodigiosus 347.
Wundstarrkrampf = Bac. Tetani 324.
Wurzelbacillus 337. 338.
Wurzelknöllchen der Leguminosen **115**. *116 – 118. 338.

Xylonsäure 225.
Xylose 225.

Zellen 3; Zellkerne fraglich 24; Zellsaft 23, Zellteilung 5. **45**; Zellverbände 5.
— feinere Struktur 16.
Zink 175.
Zoogloea 72. 95.
— ramigera *72. 74.
Zucker als Kohlenstoffquelle 113.
— nicht chemotaktisch 195.
Zygosporen 301.
Zymase **212**. 218.
Zymogene 216.

Druckfehler.

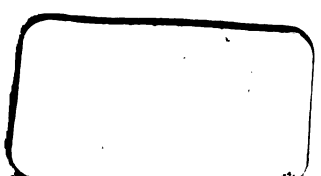
S.	40	Z.	6	v.	o.	steil	lies	stil.
„	„	„	„	„	„	Kreuzbögen	„	Kreisbögen.
„	91	„	3	n.	2	Richtungen	„	n. 3 Richtungen.
„	177	„	5	v.	u.	komprimitiert	„	komprimiert.
„	193	„	14	v.	o.	muss	„	darf.
„	194	„	5	„	„	ihre	„	seine.
„	„	„	6	„	„	sie	„	er.
„	„	„	8	„	„	sie	„	er.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google